

光合作用是植物的 生命活动过程

B. A. 布瑞里安特 著



科 学 出 版 社

011-
光合作用是植物的生命活動過程

B.A. 布瑞里安特著

吳相鉦 馮 午譯

科 學 出 版 社

1957年1月

內 容 提 要

本書係根據 1949 年蘇聯科學院出版社出版布瑞里安特 (Р. А. Бриллмант) 教授所著“Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растения”一書譯成。全書主要分兩章，一章討論光合作用與各種內外因素的關係，一章討論光合作用與其它生理作用的關係。作者引用豐富的實驗材料，着重論述光合作用與植物的整個生理狀態的關係，說明研究光合作用除去需要進行物理化學方面的研究外，還需要進行生理生態方面的研究。本書可作為植物學工作者的參考資料。

光合作用是植物的生命活動過程

Фотосинтез как процесс жизнедеятельности
растения

原著者	〔蘇〕B. A. 布 瑞 里 安 特
翻譯者	吳 相 鈺 馮 午
出版者	科 學 出 版 社
	北 京 朝 陽 門 大 街 117 號
	北京市書刊出版業營業許可證出字第 061 號
原 文	蘇 聯 科 學 院 出 版 社
出版者	北 京 新 華 印 刷 廠
印刷者	
總經售	新 華 書 店

1957年1月第 一 版

印張：0650 印張：8 2/5

1957年1月第一次印刷

開本：787×1092 1/25

(京)0001—6,248

字數：171,000

定價：(10) 1.20 元

前 言

本書完全不是關於光合作用的或多或少地詳盡無遺的專著。近年以來對於綠色植物的這一極重要過程的研究肯定地有着兩條路綫：一方面是從物理學、化學和物理化學方面來研究，另一方面是從生理學和生態學的觀點來研究。在前一方面已創造了許多光合作用的圖式和學說，在這些圖式和學說的制定中，重要的參加者不是生物學家，而主要是物理學家和物理化學家，他們把自己的任務放在闡明所謂“光合作用的機制”上。基本上曾是在這方面工作的最卓越的生物學家是偉大的俄羅斯學者克里門特·阿爾加迭耶維奇·季米里亞捷夫(Климент Аркадьевич Тимирязев)，他能够早在上一世紀的後半葉，就把光合作用的機制論證為在進化過程中達到了高度完善的過程。由於傑出的科學的預見，季米里亞捷夫遠超越了他那個時代的科學水平而預料到了在這方面的較遲得多的世界科學成就中的一系列的問題。

在我國，在葉綠素和光合作用研究方面的季米里亞捷夫的繼承人，其中佔第一位的無容置疑是傑出的植物學家和生理學家符拉基米爾·尼古拉葉維奇·劉比蒙柯(Владимир Николаевич Люби-менко)，他們在光合作用的研究中最注意於生理學和生態學方面，在這些研究方面他們作出了非常有價值的貢獻。但是在這方面所積累的豐富的實驗材料，無論是我們的或國外的，在極大的程度上仍是零散片斷的，不是用同一種觀點來說明的。因此我企圖用一定的工作觀點來加以比較。這種觀點把光合作用看作是植物的生活功能，是與複雜的各種因素的總體和植物生活活動的其它諸過程緊密聯系着的。在選擇和組織材料時我主要就是以這一觀點為指針——即研究光合作用的生理特性。

在直接或間接影響於光合作用的諸因素中，我在這裏對水分因

素的作用研究得最詳細，這不但因為我自己曾就這個問題做過許多工作，也因為光合作用與同化器官的含水量之間的關係特別明顯地表示出這一過程與原生質及其器官的生物膠體狀態之間的聯系。同時，到目前為止，水分對於光合作用的意義的問題還沒有得到如此廣泛的說明，像光、葉綠素含量和某些其它因素的作用方面所已有的說明那樣。因此在改變着光合作用強度的許多因素之中，我特別注意光合作用器官的水分狀況。

在我的著作中也企圖有批評地總結我們目前在這個問題方面的知識，即光合作用與植物有機體其它主要功能的聯系問題，許多研究工作者沒有足夠地注意到光合作用研究的這一方面，但是它對於把光合作用了解為植物的生活活動過程具有重要的意義。

要提請讀者們注意的是這本書早在 1941 年就已基本上寫成了。在偉大衛國戰爭勝利之後，在排印的稿樣最後校對之前，又重新修改過，並部分地補充了新的資料，但新資料的大規模的敘述和討論仍然沒有可能。

B.A.布瑞利安特

目 錄

前言	i
緒論	1
光合作用與各種因素的關係	15
1. 光和溫度	15
2. 葉綠素含量	38
3. 二氧化碳	46
4. 水	54
a. 水在光合作用中的一般意義	54
b. 光合作用與環境的濕度的關係	55
B. 光合作用與行同化作用的組織的含水程度的關係	59
r. 行同化作用的組織的對於光合作用最適的含水量	66
d. 各種去水方法對於光合作用的影響和去水的標準	82
e. 光合作用與去水速度和去水時間長短的關係，試驗前的水分條件的意義 和去水現象的可逆性	95
5. 細胞內同化物的含量	103
光合作用與其它生理作用的關係	111
1. 光合作用與呼吸作用的關係	111
2. 光合作用與蒸騰作用和氣孔運動的關係	128
3. 光合作用與礦質營養的關係	137
4. 光合作用與植物生長、乾物質的積累和發育的關係	148
結論	165
參考文獻	171

“……主要的問題不在於敘述儘管是十分正確的意思，而在於用實驗證實它。”

(季米里亞捷夫：“植物的宇宙作用”，載“季米里亞捷夫選集”第1卷，第397頁)

“從生物學的觀點看來，光合作用首先是有機體的生理功能，為有機體所管轄和控制的。此外，對於生物學家特別重要的是：光合作用只是有機體中同時平行地發生着並且像鎖鏈中的環節一樣相互聯系着的各基本功能的長鏈中的一個環節。”

(劉比蒙柯：“光合作用研究 150 年的總結和展望”載“列斯卡弗特科學研究所彙報”，第14卷，1928年，第167頁)

緒 論

早在十八世紀末年，在闡明綠色植物營養中光合作用的意義時，就已提出了有必要把光合作用看作是植物的生活活動過程。但是問題的這一方面沒有得到進一步的應有的發展，而在長時內學者們的注意主要是放在把光合作用看作是與植物有機體的生物學聯系無關的物理化學過程的研究方面。

1875年出版了季米里亞捷夫“論植物對光的吸收”的經典著作。在這篇著作中，以及在一系列較小的研究中，季米里亞捷夫提出了那些材料，它們後來把他引導到光合作用過程的原則上的新的說明(1884, 1903)。由於設計實驗的方法正確和深入的考慮及周密的理論分析，季米里亞捷夫證明了太陽譜中效率最大的光線與葉綠素的

最大吸收光譜相重合，他並且將這一事實與太陽光譜中能量的分佈聯系起來，解釋了光合作用器官之完美無缺是進化過程中長期選擇的結果。

這樣，季米里亞捷夫在他自己的著作中就已把光合作用的物理-化學的研究和歷史-生物學的研究結合起來了，並且在這方面遠遠超過了他自己的時代。

季米里亞捷夫以他所特有的警喻的和華麗的詞藻寫道：“可以說，植物超過了現代物理學家的發現，在人類出現以前好久就已製出了這種令人驚異的物質，這種物質從組成日光的無數種光波之中，吸收那種具有最高能量的光波。在這裏我們不是正看見了有機體適應於其生存條件的最驚人的因素之一嗎？但這裏自然又發生了新的問題：植物是用什麼方法達到這種驚人的結果的？非常可能的是：恩格爾曼(Engelman)的、與存在於藻類中的各種色素有關的、有趣的研究，給這一有趣的問題帶來了新的光明。顯然，葉綠素的功能應該是最初發生於海藻中的，而我們也正是在這些水生植物中遇到了最爲多種多樣的色素。在所有這些物質中大概最重要的是葉綠素；它以生存競爭的勝利者而成功並且征服了陸地。”雖然後來關於首先實現光合作用的植物類別的問題，有了不同的說法，但季米里亞捷夫最大的功績就在於：他第一次提出了一般的關於光合作用器官和機制的進化問題。在季米里亞捷夫以後，這個問題沒有得到任何人的響應，只是在1933年，它才在劉比蒙柯的假說中得到進一步的有趣的發展，後來又爲薩波什尼科夫(Д. И. Сапожников, 1939)所發揚。

除去比較少數的著作之外——關於它們下面再談——無論在十九世紀，或在二十世紀，在用物理學和化學所闡明的光合作用的本質，與由生物學所了解的同一過程之間，還存在着或多或少地深刻的脫節現象。

在論及光合作用的評論和報告中，有時有兩種工作方向的不同，就是：(1)光合作用機制的研究；(2)光合作用生理條件的研究(В. Н. Любименко, 1935; В. А. Бриллиант, 1937)。這種區分儘管在評

論方面是便利的,但在很大的程度上是形式上的,因為研究題目就反映了,這種題目沒有照顧到把光合作用看作是研究植物生活活動過程的方法論;假若以這種觀點來評價光合作用的文獻,那麼顯然可以看出:一方面,光合作用生理的研究常因機械論而受到損害,而另一方面,這一過程的機制的研究又可能建築在正確的方法論的基礎上。事實上,我們看到了,許多作者以純粹的機械的立場去進行光合作用生理的研究,而反之,在某些著作中,光合作用機制的研究是以考慮到活的植物的生物學特性、它的內在環境或生理狀態為基礎的。

關於光合作用生理研究的不同路線可用以各種外界因素的影響為題材的許多試驗來作例子。當 Blackman (1905) 應用利比赫的最小因素律於光合作用過程的研究,並根據他所得到的實驗資料發展了外界因素對於光合作用的有限制的影響的原理時,比起在它以前佔優勢的研究來,是前進了一大步,那些研究只是個別的、獨立的因素的影響,而不考慮到與之同時發生的其它條件的影響。Blackman 的定律在 Любименко (1910, 1928), Briggs (1920), Harder (1921), Lundegårdh (1921), van den Honert (1930), Hoover, Johnston 和 Brackett (1933), Smith (1938) 等的著作中得到了在生物學方面深入的進一步的發展,這些著作證明了,每一個外界因素的作用不是什麼一成不變的,而是隨其它因素的改變而改變的;根據劉比蒙柯的說法 (1935, 148 頁):“在光合作用中光的強度、 CO_2 的濃度和溫度是同時發生作用的因素,這樣地同時和相互地發生作用,在其中兩個因素的數量或強度增加時,另一個的效率就增高。”

其他作者對於光合作用過程中各種因素的相互聯系有若干不同的了解,而相應地作出了不同的公式 (Harder, Lundegårdh 等)。但是,將各種觀點聯合在一起,其基本思想就是,不能把光合作用這一複雜的生活過程與全部外界因素的總體之間的關係看作是簡單的個別作用的總和。事實上,在光、溫度、二氧化碳等的同時影響下進行着的光合作用,與根據每一個因素的獨立自主的作用所可能推想出來的作用是不同的。這樣,光合作用科學的發展就逐漸把研究者

們引導到生活有機體與外界環境的全部複雜的相互關係的更為正確的了解。如我們下面將看到的，主要是由於在植物的天然住所研究光合作用所累積起來的事實的材料，把許多研究工作者引到了關於光合作用與外界因素的關係的新的了解，這些因素對於活植物的細胞不僅可以起直接的作用，而且可以起間接的作用。

將許多僅僅從光、二氧化碳等外界因素對光合作用過程的物理和化學影響方面來看待它們的作用的著作與那些較近的、根據活的植物有機體的特性來闡明這些因素的作用的著作，例如 С. П. Костычев 及其學派的著作 (Kostytschew, 1931; В. А. Чесноков 和 Е. Н. Базырина, 1930; Harder, 1930, 1933; Harder, Döring 和 Simonis, 1936; van der Paauw, 1932; А. Н. Данилов, 1935, 1936, 1938; 以及其它) 相比較，就給我們另一個從事同一問題的研究中方法論路線不同的例子。

從事光合作用機轉的諸研究(它們的詳盡的敘述載於拉賓諾維奇[Rabinowitch, 1945]的專書中)，從它們的“生物學觀”(Биологизм)來看，也正是遠遠不相同的。一方面，從和季米里亞捷夫的傑出研究同時的拜耳(Baeyer, 1879)起——他第一次提出了甲醛為光合作用第一個中間產物的假說——，到許多新的作者為止，我們遇到許多圖式和理論，這些圖式和理論在較好的情況下是以模式試驗或葉綠素在體外的試驗為根據的，在較壞的情況下，則純粹是推測。這類理論和圖式的作者，往往不是生物學家，而是物理學家、化學家和物理化學家。誠然，在這些非生物學家出身的代表者之中，我們遇到了 Willstätter 的名字，他不僅在光合作用的科學中作出了巨大的貢獻，而且也特別着重指出了原生質因素或酶因素之參與這一過程，但是，第一，他認為原生質只是作為純粹的化學因素而參與作用的，第二，個別的例外並沒有消除這種一般的情況，即光合作用理論的制定——這種理論有時是以極其聰明的假說或圖式來表示的——在很大的程度上是以光譜性質的資料為根據的(例如 Weigert, 1923; Franck 及其同事, 1936, 1937, 1941; Wohl, 1937, 1940 和許多其它作者的

假說)。

同時,在光合作用機制的文獻中我們也遇到這種著作,它們不是脫離了植物而研究光合作用的,在這些著作中某種假說不是僅憑物理的研究或化學的研究的結果,而是來源於用活植物作試驗所得到的資料的。屬於這類的是這些研究工作者的著作:К. А. Тимирязев, Warburg, Emerson, Gaffron 的著作(1935, 1937, 1939, 1940), Smith(1937), Manning 及其同事(1938), McAlister(1937, 1939), Eichhoff(1939), Wassink 及其同事(1938)等人的研究。

總之,我們看到,不管題目多麼狹窄,在一些著作中把光合作用完全地或主要地看作是物理-化學(光化學)過程,而在另一些著作中則把它看作是植物的生活活動過程。

我們用來全面地研究光合作用——無論是它的機制,或生物學特性或相互聯系——的主要方法,就是闡明這一整個過程或其各個組成部分與各種因素之間的關係。影響於光合作用的因素通常分為內部的與外部的,不過這種區分在一定程度上也只是相對的。

在無數的內部因素中首先就是同化器官的形態的或結構的特性無疑是屬於內部因素,例如葉子的細胞間隙的數量和大小(Pickett, 1934),柵欄組織的發育(例如向陽面的葉子和背陽面的葉子的柵欄組織, Geneau de Lamarcie, 1892; Rose, 1913; В. Н. Любименко 和 Т. Б. Форш, 1923),氣孔的分佈和數目等等。在毫無疑問地影響於光合作用的生理因素中,可以舉出質體中葉綠素的含量,同化組織中同化物的積累,氣孔張開的程度,葉子的年齡和其它或多或少地容易測知的條件。

如果可以舉出許多肯定地屬於內部的,即存在於植物本身的內部環境中的影響於光合作用的因素來,那麼就應該認為外部因素是非常有條件的。事實上在許多情況下這些因素之被認為是外部的,只是因為就植物體而論外界環境是它們的源泉或供給者;無論如何它們只是在影響了植物的某種內部環境之後才作用於光合作用。例如,水或某種離子雖然是從外界供給植物的,但影響於光合作用的乃

是植物組織本身之內的水或鹽的數量和狀態；完全一樣地，對光合作用有決定性影響的二氧化碳濃度並不是外面的濃度，而是行同化作用的細胞中的濃度（當然，外面的濃度就決定着二氧化碳之進入細胞）。在溫度方面也可以認為，光合作用最後是決定於葉子本身（或其它同化器官）的內部溫度的；餘類推。換言之，光合作用的內部因素和外部因素之間的區別不是原則上的別區，而且假若注意到，多數或全部外界因素不僅直接影響於光作用的光化學過程，而且也影響於暗反應，即通過活原生質而發生影響時，更可看出它不是原則上的區別了。

許多作者用植物的“生理狀態”、“情況”、“內部狀態”等名詞泛泛地表示光合作用內部因素的概念，但這是很困難的，而且也只是間接地被估計到的（Harder, 1933; Drautz, 1935; Данилов, 1936; Filzer, 1938 等）。

光作用的生物學特性就表現在內部因素（廣義的）對光作用的制約性上，也表現在光合作用與植物的其它功能、與同化組織或整個植物的一般生理狀態的密切關係上，這當然包括光合作用機制的光化學作用的本質在內，但這種機制為生活現象的特性所複雜化了。

我們在光作用的啓蒙的研究者那裏，就已找到了指明植物的內部環境對於這一過程有影響的個別資料。例如，Ingenhousz 還有其它學者就已敘述過各種年齡的葉子的光作用的比較測定的試驗，但第一個完全肯定地提出這個問題的，大概是 Engelmann。

Engelmann 在著名的論紫色細菌在光下析出氧的著作中（1883）指出了這一假設，即真正起作用的同化器官是質體的無色基質（Строма），而葉綠素只是一種敏化劑，它可能不具有專化的特性，並能為任何其它的色素所替代。在指出這一假設時，Engelmann 是從這一點出發的，即當葉綠素不與活的原生質相聯結時，就不能實現二氧化碳的分解作用，而影響於還原作用的光化學過程的不僅是色素含量的差別，還有無色的基質在結構上的差別。

Pfeffer (1879) 在他的“植物生理學”一書中指出：關於組成光合

作用反應的長鏈並沒有肯定的報導，並着重指明，在任何情況下這裏所指的都是器官的活原生質的活動，因此光合作用是在光合器官的所有各部分正常協調的條件下實現的，例如，在鈍化葉綠體時光合器官就被破壞了。但不能不注意到，這種正確的思想並沒有把 Pfeffer 和他的老師 Sachs 引向正確的結論，而是使他們否認了葉綠素的光學吸收現象與光合作用強度之間的比例的這一普遍規律，這一規律正是爲季米里亞捷夫所光輝地闡明並解釋了的。

劉比蒙柯(1910等)從生物學的觀點出發，非常廣泛地確定了光合作用與植物的一般生活活動緊密聯系的問題，關於他在这方面的工作我將在後面詳細敘述。但特別明顯的光合作用研究路線的改進是在發展了生態學方向之後，生態學方向就是在自然情況下和用最可能地接近於自然的條件來研究光合作用。這種生態學-生理學的研究起了非常重要的作用，因爲在這種研究中，當然不能把光合作用看作是與植物的其它功能隔離的，尤其是實驗者在大多數情況下都是處理未與植物分開的葉子，而因此就必需考慮內部的相互關係的極複雜的總體。同時除去個別的人爲地分離出來的因素的影響外，研究者在田間條件下會碰到多數各種各樣的外界因素的總和，這些外界因素對光合作用都有直接的或間接的影響。

這樣，在具有生態學特點的著作中指出了光合作用生物學特性的全部複雜性，爲深入的、闡明這一現象的本性的生理學研究提供了豐富的材料，我們實際上可以在生理學的文獻中注意到這一點。如果認爲在自然條件下光合作用晝夜進程的試驗研究的開始是 Mclean (1920) 的工作，像劉比蒙柯所認爲的那樣，那麼約在十年後就出現了 Harder (1930, 1933) 的工作，他第一次把注意力集中在田間條件下的實驗上，指出了解釋光合作用晝夜進程的許多不能解釋的特性的途徑。

在 С. П. Костычев 及其同事的工作中特別明顯地顯示出光合作用的田間試驗對於正確地了解這一過程的本質的巨大意義，Костычев 的工作是在多種多樣的氣候條件下進行的——在查坡拉里

(Заполярье), 在溫帶, 在乾燥和潮濕的亞熱帶進行的。Костычев 根據豐富的實驗資料所得出的最重要的結論, 寫在一篇題為“關於光合作用的新概念”(Kostytschew, 1931) 的短文中。這個結論就是: 外界因素——光強度, 溫度, 濕度, 二氧化碳濃度等——對於光合作用的影響不能僅從它們對於光合作用的直接影響去看; 同樣重要的是它們作為刺激者的作用, 由於這種作用, 供試驗的葉子的“前期的歷史”就有很大的意義, 因為在自然條件下在一晝夜中所觀察到的光合作用強度的明顯的變化, 在很大的程度上是決定於在前一天環繞葉子的條件的(Костычев 和 Берг, 1930)。

有趣的是指出這裏所敘述的 Костычев 關於光合作用的生物學特性的觀點是與他所斷定的“葉綠體的自主性”相結合的, 關於“葉綠體的自主性”的概念, 他是這樣表述的: “在光合作用過程中活動的只是葉綠體, 而細胞的原生質是不參與光化學的活動的”(植物生理學, 第1卷, 第2版, 第134頁); 這裏完全沒有提到光合作用的黑暗階段。Костычев 引用下列事實作為他的觀點的重要根據, 即無論化學的刺激或機械的刺激對光合作用的影響都是使其抑制, 不會引起其初始的激化, 而與在所有依賴於原生質的過程(生長, 呼吸等)方面所觀察到的事實相反。在此以後在這方面所進行的新的觀察指明毒藥(Wehner, 1928; van der Paauw, 1932, 1935; Gaffron, 1937) 和機械刺激(В. Н. Любименко 和 О. А. Щеглова, 1933) 的影響對光合作用有刺激作用, 於是使 Костычев 改變了自己的觀點並放棄了把原生質與質體的無色基質截然分開的看法, 他承認基質是參與光合作用的了。

在 В. А. Чесноков 和 Е. Н. Базырина(1930)的論文中特別著重指出了光合作用對於作為刺激劑的外界因素的依賴性, 他們指出, Blackman 關於限制因素的理論只有在各因素直接作用於某一過程時才是正確的, 但這一理論不適用於各因素的間接作用。作者們分析了 Lundegårdh(1921)關於光合作用與光強度和二氧化碳濃度的平行變化的關係的試驗, 以作為兩種不同的外界因素對於光合

作用的同樣間接的影響的例子；他們把在某一種因素的影響下光合作用的提高解釋為二氧化碳進入葉綠體之加速，而在提高光強度時由於原生質透性增高，二氧化碳之進入葉綠體也加速了。作者們用光之作為原生質的刺激劑而對光合作用發生間接影響來解釋在自然條件下當從陰天突然轉變到晴天時所觀察到的光合作用的變化。

在荷蘭生理學家 van der Paauw (1932) 的專著中全面論述了關於外界因素對於光合作用的間接影響的問題，關於他我以後再敘述。

許多作者，或者根據實驗室的試驗，或根據田間試驗 (Schoder, 1932; Jaccard 和 Jaag, 1933; Singh 和 Lal, 1935; Drautz, 1935; Stålfelt, 1935; E. P. Гюббенет 和 Т. В. Вобликова, 1937; Beiler, 1938; Waugh, 1939; О. В. Заленский, 1944; В. А. Мириманян, 1946 和許多其它作者) 都得出了下列結論：僅僅用外界條件來解釋光合作用的變化，而不考慮到內部因素，是不可能詳盡無遺的。在這方面一些作者認為一些內部因素有主要作用，另一些作者認為另一些因素有主要作用；而某些作者則廣泛地認為全部與生物的代謝有關的化學反應和物理-化學反應都是這種內部因素 (Jaccard 和 Jaag)。

在 Krishna (1942) 的題為同化作用的加強與降低的周期性交替的著作中，也認為有內部因素的參與，他觀察到這種交替現象與光照條件無關。

在這一簡短的緒言中還沒有討論到題為某些一定的因素的影響的著作，其中也包括 Harder 的非常重要的著作，這些著作將在特殊的章節中論述，我在這裏只舉出他的學派的兩項工作，這些工作確定了內部因素對於光合作用影響的一般特點。

Drautz (1935) 關於內外因素對於各種植物 (主要對象是繡球花屬) 二氧化碳同化作用的影響的研究是極有興趣的。Drautz 證實了 Schoder (1932) 在田間試驗中所確定的事實——即只在比較少數的情況下才能發現光合作用對於某種外界條件的依賴性——和 Scho-

der 所提出的假定——這種現象要用內部因素的作用來解釋，Drautz 於是進行研究一定的內部因素——葉中同化物的累積，葉綠素的含量，葉子的年齡——對於光合作用的影響，並發現了不同的植株、或者同一植株上的不同的葉子、甚至同一片葉子上的不同的部份，其光合作用的最適光照條件是不同的。這種區別就表現在：某一片葉子或者它的某一部分的光合作用強度是決定於這一材料在自然條件下所處的光照條件的，並且葉子的最適光照條件又不是固定不變的，而是易於因人工改變光照條件而發生變化的。與 Harder 後來的著作的結論完全一致，Drautz 在論及光的“改造”的特點和影響於光合作用的內部因素的一般性質時，總是着重指出原生質的主導作用，根據他的意見，原生質性質（透性、吸漲、表面張力等）的變化就是決定着大部分內部因素的作用的原因，因而也很可能是決定着外部因素的作用的原因。

有趣的是再指出 Drautz 著作中的另一點，就是他想運用限制因素律以評定和比較外部因素和內部因素對光合作用的影響的企圖。他根據實驗資料得出結論說，外界條件——光、溫度和二氧化碳——的相對強度愈高，則它們對於光合作用進程的影響就愈小，而內部因素的作用就看得愈為明顯。但是，應該指出，從外界因素肯定地會發生間接影響的觀點來看，在這種情況下把因素分為內部和外部的的是不正確的；Harder 的試驗和 Drautz 自己的試驗就足以明確地證明光強度對於光合作用強度是有間接影響的，因此光和光合作用的內部因素就不可能像相互制約着的條件那樣彼此對立起來。

在 Harder 的另一個學生 Filzer (1938) 的有趣的著作中更明顯地表現出光——或者，更正確地，外界條件的總體——對於光合作用的間接影響。這個作者進行了蓼 (*Polygonum cuspidatum*) 的葉子的光合作用進程的測定，一方面，是在自然條件下，用未離體的葉子測定，另一方面是在實驗室中測定。在第二種情況下作者是這樣進行的：在原地進行試驗的蓼株上每隔一定時間之後切下一片葉子來，然後立即帶至實驗室中並在穩衡的光、溫度和二氧化碳濃度的條件

下進行光合作用強度的測定。在所得到的光合作用的晝夜曲線中，各個點分別相當於一天內的不同的時間，不過在全部實驗時間內外界條件都是相同的。這樣的曲線與在植物住所的自然條件下試驗時所得到的平常的晝夜曲線完全相同，在中午發現強度升高，在夜晚發現其降低，而有時甚至停止。Filzer 用這個試驗再好沒有地證明了：不能僅僅把光合作用的晝夜變化看作是外界條件變化的直接結果，因為它也反映了植物在試驗之前一段時期內所受到的全部影響。換言之，在自然條件下的光合作用晝夜進程中，內部因素具有決定性的意義，如 Filzer 所證明的，內部因素的變化是與外部因素部分地相協調而進行的，當然，內部因素也是依賴於外部因素的。外部因素在一晝夜中有變化，同化器官的內部狀態也有變化並部分地通過這種間接的方式而影響於光合作用的強度；因此，光合作用的強度不僅（並且可能不完全）是在試驗的短時間內各種外界因素相互配合的結果，而且同時也是以一定的方式作用於原生質或葉綠體的諸因素在試驗之前的相互配合的結果。

Filzer 所獲得的結果在下列方面還有價值，即它給 С. П. Костычев 所首先提出來的關於自然情況下光合作用的變化的觀點提供了實驗的證據。從生理學的觀點和從生態學的觀點來看，這些資料是同樣重要的，因為，一方面，它們非常明顯地表示出光合作用對於外界因素的依賴，另一方面，它們又為評定生態學的試驗結果和觀察提供了為實驗所檢驗過的標準。

下列事實可作為原生質參與光合作用的重要證據，即光合作用不僅是由與葉綠素有關的光化學過程所組成，而是還包含有在無光時也進行着的反應。Matthaei (1904), Blackman 和 Matthaei (1905) 的試驗首先闡明了光合中黑暗階段的存在，他們在許多情況下發現很高的溫度係數 (Q_{10})——桂櫻 (*Prunus laurocerasus*) 2.1 左右，菊芋 (*Helianthus tuberosus*) 2.5 左右，而純粹的光化學反應的溫度係數不高於 1.1~1.25。根據不同作者的數據，光合作用的 Q_{10} 隨着溫度之降低而升高；例如，在 van der Paauw (1932) 的試