

KIE XIUE CONG SHU

中国科学院新世纪〈科学丛书〉 主编 何远光



植物的光合作用

- ★ 光合作用与人类生存
- ★ 光合作用与矿物质元素循环
- ★ 光合作用与环境保护
- ★ 叶片——绿色工厂



张其德 著

1

— 内蒙古大学出版社 —

责任编辑: 呼 和
封面设计: 徐敬东

图书在版编目(CIP)数据

植物的光合作用 / 张其德著. - 呼和浩特:

内蒙古大学出版社, 2000.5

(新世纪《科学丛书》 何远光主编)

ISBN 7-81074-022-9

I. 植… II. 张… III. 光合作用—普及读物

IV. Q945.11-49

中国版本图书馆CIP数据核字(2000)第25076号

顾 问

王 大珩 院士

王佛松 院士

张广学 院士

王绶昌 院士

郭慕孙 院士

严陆光 院士

编 委

关定华 研究员

胡亚东 研究员

陈树楷 教 授

周家斌 研究员

刘 金 高级工程师

何远光 高级工程师

史耀远 研究员

植物的光合作用

张其德 著

内蒙古大学出版社出版发行

内蒙古瑞德教育印务股份

有限公司呼和浩特市分公司印刷

内蒙古新华书店经销

开本: 850 × 1168 32 印张: 0.5 字数: 12 千

2000年5月第1版第1次印刷

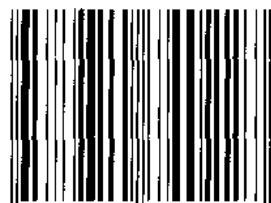
印数: 1-11000 册

ISBN 7-81074-022-9 N · 1

本书编号: 1 - 26

全套 50 册 定价: 50.00 元 (分册 1 元)

ISBN 7-81074-022-9



9 787810 740227 >



目 录

张其德,男,1939年7月出生于福建惠安县。1964年毕业于北京大学生物系。现为中国科学院植物研究所研究员、博士生导师,学位评定委员会委员。曾任该所光合作用研究室副主任和光合作用基础研究开放实验室副主任、中国植物学会植物生理专业委员会委员和《植物学通报》副主编、中国照明学会光生物光化学专业委员会委员。在光合膜结构与功能、外界环境因子对光合作用影响等领域有深入研究和建树。获国家自然科学二等奖和中国科学院科技进步二等奖等12项成果。享受国务院颁发的政府特殊津贴。

崇尚科学(序)	(1)
光合作用	(2)
光合作用与人类生存	(3)
维持大气中 CO_2 和 O_2 之间的平衡	(4)
光合作用与矿质元素循环 ...	(4)
光合作用与环境保护	(5)
对光合作用的认识进程	(7)
叶片——“绿色工厂”	(9)
植物怎样进行光合作用	(12)

崇尚科学

——寄语青少年

江总书记在党的十五大报告中号召我们“努力提高科技水平,普及科技知识,引导人们树立科学精神,掌握科学方法”。面向 21 世纪,我们要实现科教兴国的战略目标,就是要大力普及科技知识,提高国人的科学文化素质。特别是对广大的青少年,他们正处于宇宙观、世界观、人生观、价值观的形成时期,对他们进行学科学、爱科学、尊重科学的教育,进而树立一种科学的思想 and 科学精神,学习科学方法对他们的一生将产生重大的影响,同时也是教育和科学工作者的重要任务之一。

由中国科学院和内蒙古大学出版社共同编纂出版的“科学丛书”就是基于上述思想而开发的一项旨在提高青少年科学文化素质,促进素质教育的科普工程。该“丛书”具有以下三大特色。

买得起:丛书每辑 50 册,每册一元。

读得懂:每册以小专题的形式,用浅显的表达方式,通俗易懂的语言,讲述各种创造发明成果的历程,剖析自然现象,揭示自然科学的奥秘,探索科技发展的未来。

读得完:每册字数万余字,配以相应的插图,一般不难读完。

我们的目的就是要通过科普知识的宣传,使广大青少年在获得科技知识、拓展知识面、提高综合素质的同时,能够逐步树立起科学的思想 and 科学的精神,掌握科学方法,成为迎接新世纪的优秀人才。

最后,真诚地祝愿你们——

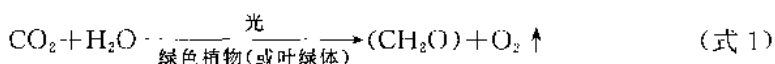
读科学丛书,创优异成绩,树科学精神,做创新人才。

中国科学院 卢佩群

就 高等植物(包括苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物)而言,我国大约有 3 万种,全世界多达 25 万种以上。这些植物形态各异,既朝气蓬勃又千姿百态,给人一种美的感受。尤其当你进入森林中或漫步在林荫道上时,会有种清爽宜人、心旷神怡的感觉。这到底是怎么回事呢?原来,这是由于绿色植物进行光合作用时为人们提供新鲜空气的结果。

光合作用

什么是光合作用?简单地说,光合作用是绿色植物(包括光合细菌)所特有的生命现象。它是以太阳光能为动力,把二氧化碳(CO_2)和水(H_2O)合成为有机物,并释放出氧气(O_2)的过程。这一过程总的反应式如下:



从上面的反应式可以看到,绿色植物在进行光合作用时能利用太阳的光能,以水分子作为还原剂,还原大气中的 CO_2 ,并形成以 (CH_2O) 为代表的碳水化合物(如糖和淀粉等)。同时水分子被氧化而释放出氧气。

说起来简单,但实际上光合作用是一种极为复杂的过程,它包括光反应(由光引起的光物理和光化学反应)和暗反应(此过程不需要光,而是由一系列具有活性的蛋白质——酶所催化的化学反应)。这两种反应过程,其实涉及到光能的吸收、传递和转换,以及光合产物的形成等许多复杂的步骤。此外,光合作用是一个吸能反应,它每固定或还原 1 克 CO_2 ,大体可贮存于光合产物(如葡萄糖)中的能量为 2590.9 卡自由能(1 卡 = 4.184 焦耳)。因此,绿色植物光合作用的结果是吸收光能,并把它转化成贮存于植物体内的化学能。

当你了解到什么是光合作用时,就不难想象为什么在自然界到处可见到绿色植物。因为光合作用所利用的太阳光能,可以说是取之不尽、用之不竭的,而所用的原料又是广泛分布于地球表面的水和大气层中的 CO_2 ,因此绿色植物便可不费吹灰之力,在阳光普照的地方从周围环境中获取能量和原料。这便决定了绿色植物数量巨大,分布广泛,从

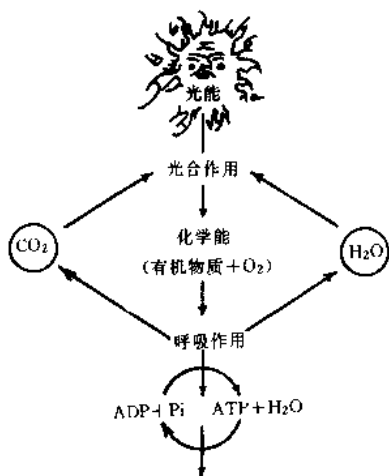
海洋到高山,从热带到寒带无所不在。

光合作用与人类生存

人和动物甚至包括植物本身,都要不断地进行呼吸才能生存。因为通过呼吸作用,利用氧气把体内的有机物质氧化,释放出能量和呼吸过程的中间产物,供生物体维持生命活动和生长发育对能量和物质的需求。如果让你憋气或把鼻子捏住,使之暂时停止呼吸,不知你能坚持多久?即使能坚持一会儿,肯定觉得很难受,这是因为你不能及时得到所需要的氧气,并把呼吸过程中产生的 CO_2 排出体外的缘故。这说明人(包括动物)要生存就一刻也离不开呼吸作用。如果没有氧气,一切需要氧的生物将很快因窒息和得不到所需的能量而死亡。然而这些生物从大气中吸收的氧气恰恰是绿色植物光合作用的产物,而呼出的 CO_2 又可作为光合作用的原料,这便使光合作用和呼吸作用之间存在着气体和能量交换关系。

人类要生存,除了需要氧气外,还离不开衣、食、住、行,而衣食住行所需要的物质,绝大部分是由植物

的光合作用所产生的。例如,人们所用的各种纺织品,其原料来源不外乎是植物纤维(如棉花)、动物性纤维(如羊毛)和人造纤维。前者来自植物光合作用的直接产物,后两者虽然来自动物或以石油和煤等为原料人工合成,但归根结底它们仍然是光合作用的产物。因为任何动物最终无一例外地都是以食用植物为生,而石油和煤则是几百万年前陆生和水生动、植物遗体的分解产物,它们同样是古代植物光合作用的直接或间接产物。人们每天所享用的粮食、蔬菜、水果、植物油,甚至作为美味佳肴的动物产品,如各种肉、蛋和鱼虾等;治病用的中草药和动物制品;



燃料,如柴草、石油、天然气和煤等,都是植物光合作用的直接或间接产物。

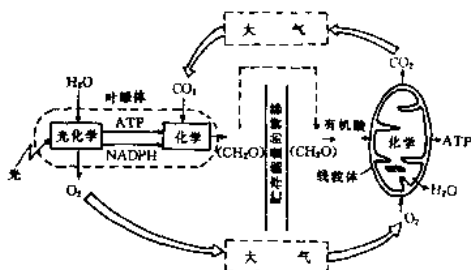
此外,人们的住房、家具、车辆、枕木、厂房以及工业上许多原料也都是植物光合作用的产物。可见,如果没有光合作用,人类和其他生物就无法生存,更谈不上人类的发展和社会的进步了。

维持大气中 CO_2 和 O_2 之间的平衡

生物在呼吸过程中要不断地消耗大量氧气,与此同时向大气释放大量的 CO_2 。例如,一位成年人每天大约要吸入 0.76 公斤氧,而呼出 0.9 公斤 CO_2 。人类在生活和生产活动中,要燃烧各种燃料以取得所需的能量,而燃料的燃烧同样要消耗大量氧气,并排出大量 CO_2 。还有有机物在分解和腐烂过程中也会不断排出 CO_2 。据估计,在地球表面平均每分钟用于生物呼吸和燃料燃烧所消耗的氧气大约为 1 万吨。按此速度进行下去,目前大气层中的氧气大约只能供使用 3000 年。

然而,实际上大气中的氧气(约占 21%)和 CO_2 (约占 0.035%)的含量总是大体保持稳定,而且地球上的有机物也并没有因不断被消耗而丧失殆尽。这应完全归功于绿色植物的光合作用。

因为光合作用过程与生物呼吸、燃料燃烧和有机物分解或腐烂过程恰恰相反,这便源源不断地补充了被消耗的氧气,同时减少了 CO_2 在大气中的积累,从而维持了自然界碳素循环和大气中 CO_2 与氧气之间的平衡。据估计,大气中的 CO_2 和氧气分别在 300 年和 2000 年通过植物光合作用更新一次。

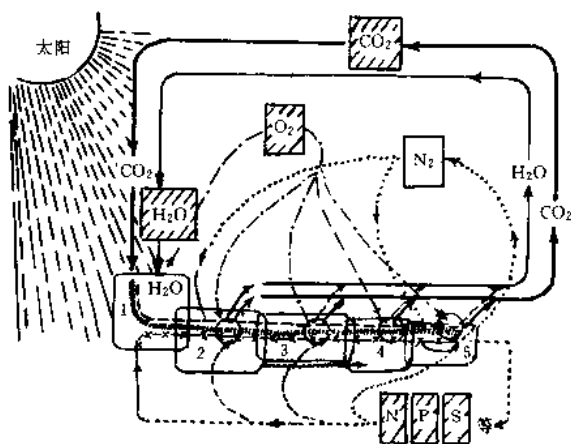


光合作用与矿质元素循环

人类和动物在生命活动中还会不断地向周围环境排放氮、磷、硫等

各种元素。此外,人和其他生物的尸体经微生物作用而分解和腐烂,使有机物不断矿质化,也会不断地释放这些元素。如果这些元素得不到及时清除,在自然界大量堆积,将会严重地恶化人类和其他生物的生存环境,甚至生命安全会受到威胁。

植物要正常地生长发育,恰好需要通过它们的根系吸收上述的各种元素,然后通过光合作用把这些元素转化成有机物质的组成成分供植物利用,从而使这些元素及钾、钙、镁等许多元素再次参与植物的营养循环和物质循环。



可见,因为光合作用图中:1. 光合作用;2. 绿色植物的生命活动;3. 动物和人的生命活动;4. 动植物的尸体;5. 细菌和真菌的生命活动。

物生长发育对物质的需求,又可不断地清除在环境中累积的各种元素,为人类和其他生物创造良好的生存环境。

光合作用与环境保护

净化空气 人类在生活和生产活动中,使用各种工业锅炉、火力发电厂、金属冶炼厂、造纸厂、化工厂和农药厂等,以及庞大的汽车队伍,它们除排出大量 CO_2 外,还向大气排放各种大量有毒气体,如氯气、氮氧化合物、氟化物、硫化物、碳氢化合物和一氧化碳等,使空气受到严重污染。据报道,到 2000 年我国废气的排放量将达 11.5 万亿立方米,其中二氧化硫(SO_2)是世界上排放量最大的国家之一。如果这些有毒气体不能及时被清除而在大气中不断积累,同样会对人类和其他生物的生存构成严重威胁。

幸好自然界到处生长着绿色植物,它们在进行光合作用时,由于要不断地与大气进行气体交换,在吸进 CO_2 的同时,空气中的各种有毒气体也随之进入植物体内,从而使大气中有毒物质大量减少。例如,每公顷(15 亩)柳杉林每月能吸收 60 公斤二氧化硫,每公顷刺槐林和银桦林每年能吸收 42 公斤氯气和 12 公斤氟化物。洋槐和蓝桉等对氯气,垂柳、桑树、滇柏和拐枣等对氯化物,槭树对二氧化氮,加拿大杨、桂香柳和栓皮栎等对醇、醛、醚和酮等挥发性物质分别都有很强的吸收能力,杜鹃花科的叶子还能大量吸收汽车尾气中的致癌物质,等等。可见,由于绿色植物光合作用的存在,可使大气中的有毒物质大幅度减少,从而大大减轻空气所受的污染,为人类和其他生物创造一个适于生存的较为清新的大气环境。

净化污水 植物在生长发育过程以及进行光合作用时,要通过根系从周围环境吸收大量水分。在吸水的同时,也大量吸收溶解于水中、对人畜有害的各种矿质元素和有机化合物。例如,凤眼莲、菱角、蒲草和芦苇等许多水生、沼生植物对铅、金、银、钴、镉等有毒重金属,以及有机氮和有机氯等有机物质都有很强的吸收能力,这便可大大减轻水体和土壤受污染的程度,使水得到一定程度的净化。

树木的耗水量大,其庞大的根系从土壤中吸收大量水分和营养物质的同时,也从水中吸收大量有毒物质,再加上土壤的固定作用,可使水得到净化,而且还能减少水中有害细菌,如污水流经 50 米林带,可使有害细菌数量减少 90% 以上。

要解决人们生存环境的污染问题,就必须积极治理污染源,加强污水处理。然而这要付出巨大经济代价,例如,从 1990 年到 2000 年这 10 年期间,全国若要治理 50%~80% 的污水,国家得投入 6000~10000 亿元资金。这对于我国目前的经济实力,又谈何容易。行之有效的办法是:全民应重视植物在减轻环境污染方面的作用,爱惜我们周围环境和自然界的一草一木,并且努力扩大绿化面积和植树造林。这不但有助于利用绿色植物帮助我们减轻水体的污染程度,改善和提供适宜的生存环境,而且可以通过它们的光合作用,为人类创造更多的社会财富。

保水调温 森林、草地和庄稼都能阻挡雨水冲刷,降低地表水的径

流速度,地面上的枯枝落叶还能截留雨水使之渗入地层,根系能吸收水分和固定土壤,从而起到水土保持和涵养水源的作用。植物在生长发育过程所吸收的水分,大部分通过树冠层的蒸腾作用散失。例如,一个夏季每棵树平均要蒸腾 2 吨水。这种蒸腾作用恰好是植物对水分的吸收和转运的一种重要动力,如果没有蒸腾作用,植物的被动吸水过程便不能产生。

植物在进行蒸腾作用时,要不断地吸热,按每公顷生长旺盛的森林每年向空中蒸腾 8000 吨水计算,大约要消耗 167.36 亿千焦耳热能,结果可使气温下降,气候变得更加宜人,加上树冠的遮阴,便为人们创造一个良好避暑乘凉的好环境。此外,根系吸收的水分,大部分通过植物冠层不断地蒸腾散发,这便使林区空气湿度比无林区高 20% 左右。由于湿度大,加上树冠能截留 15%~20% 的降水量,使水又随蒸发返回大气,为再次降雨创造条件。在同一纬度,林区的降雨量要比无林区大得多就是这一缘故。

如果一个国家或地区的森林覆盖率达 30%,而且分布均匀的话,就可基本上达到风调雨顺,避免发生大的自然灾害。这说明植物及其光合作用,在涵养水源和调节气候方面起着无与伦比的巨大作用。

对光合作用的认识进程

早在两千多年前,古希腊的著名哲学家亚里士多德认为,植物是由“土壤汁”构成的,即植物生长发育所需的物质完全来自土壤,是从土壤中获得它们所需要的全部元素。由于受他的观点的影响,这种认识一直延续到 17 世纪。

17 世纪上半叶,比利时医生海尔蒙脱设计了一个巧妙的实验:把一颗称过重量的柳树,种植在一桶装有事先称好重量的土壤中,然后只用雨水浇灌而不供给任何其他物质。5 年后,他发现这棵柳树的重量竟是刚栽种时的 33.8 倍,而土壤重量却只减少 62.2 克。因此,他认为构成植物体的物质来自水,而土壤只提供极少量的物质。这个实验结果和所得的结论,首次提出水参与植物体有机物质合成的观点,但仍然没有

考虑到空气对植物物质形成所起的重要作用。

我国明代科学家宋应星,早在 1637 年关于《论气》一文中就谈到空气与植物的关系,指出“人所食物皆化为气,故复于气耳。”可惜由于当时科学技术水平的限制,他未能用实验加以证明这一非常精辟的论断。直到 1727 年,英国植物学家斯蒂芬·黑尔斯才提出植物生长时主要以空气为营养的观点。而最先用实验方法证明绿色植物从空气中吸收养分的是英国的化学家约瑟夫·普利斯特利,由于他的杰出贡献和出色的实验完成于 1771 年,因此人们把这一年定为发现光合作用的年代。



1779 年,荷兰的简·英格豪斯通过一系列实验,发现植物具有很强的释放气体的能力(后来知道这种气体是氧气)。这种能力与照射植物的光强度成正比,而且只有绿色的叶片和枝条,在光下才有释放气体的作用。这为人们认识植物绿色部分和光在光合作用中起重要作用奠定了基础。瑞士的吉恩·森尼别在化学分析的基础上,于 1782 年指出,植物释放气体的能力,除与光照紧密相关外,还取决于所“固定的空气”。直到 1785 年,在弄清空气的组成成分后,人们才认识到,植物绿色部分在光下“固定的空气”是 CO_2 ,而释放的气体是氧气。到此时,人们对光合作用与气体间的关系才有了较深刻的认识。

1804 年,瑞士学者德·索苏尔通过实验发现,植物制造的有机物和释放的氧气,远远超过它所吸收的 CO_2 。由于实验中只使用植物、空气和水,别无它物,因此他断定,植物在进行光合作用合成有机物时,不仅需要 CO_2 ,而且水必然是光合作用的原料。这使人们对光合作用本质

的认识更符合客观实际。

1864年,德国的植物生理学家朱利叶斯·萨克斯发现,只有在光照条件下,叶片才能形成淀粉,这便无可辩驳地证明绿色植物在光下能合成碳水化合物。这一发现又进一步加深对光合作用的认识,明确了光合作用以水和 CO_2 为原料,其产物除氧气外,还合成碳水化合物等有机物质。这为20世纪40年代最终确定光合作用总反应式(见式1)奠定了基础。

从海尔蒙脱到萨克斯,人们对光合作用是绿色植物利用光能作为原动力,把 CO_2 和水合成有机物并释放出氧的认识,经历了两个多世纪。在这一漫长的历史进程中,对光合作用本质的认识,是通过不断探索、实验、研究和借助每个时期科学技术的发展而逐步深化的。同时每一新的发现都是在继承和发展前人研究成果的基础上获得的,又是各国科学家共同努力的结果。

随着科学技术的进步,人们对光合作用奥秘的不断揭示,结果发现光合作用中有机物质的合成和氧的释放是一个非常复杂的过程。在当今科学技术日新月异的时代,人类仍然不能离开植物而直接把 CO_2 和水合成为有机物就是一个最好的说明。要认识光合作用,首先应该了解植物从事光合作用的机构。这就像要了解一台机器的性能,得先知道它的形状,由哪些部件构成,各个部件之间的相互关系,以及它们是如何协同工作的道理一样。

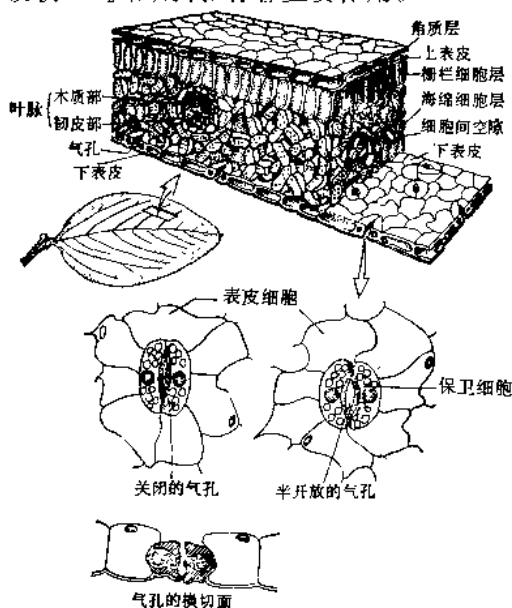
叶片——“绿色工厂”

凡是植物的绿色部分,在光下都能进行光合作用。例如,豆科植物绿色的茎秆、叶柄和豆荚,稻麦类植物绿色的叶鞘、茎秆和穗,甚至绿色的护颖和芒等都能从事光合作用,它们在光合作用过程中,合成的有机物有时可达籽粒重量的三分之一。然而,在通常情况下,植物的叶片才是最重要的光合作用器官,因此,人们常形象地把叶片比喻为“绿色工厂”。所以,我们以叶片为例来阐明光合作用机构。

在自然界,由于植物种类繁多,因此它们的叶片也呈现出千姿百

态。尽管不同植物的叶片形态各异,但它们却有共同之处,即绝大多数植物的叶片是扁平的。这对于展现出更大叶面积,用于接受太阳光能,以及与外界进行气体交换(吸收 CO_2 和放氧)有着重要作用。

从图中可以看到,作为“绿色工厂”的叶片,其外部形态虽然千差万别,但是它们内部的基本结构却十分相似。叶片有上、下表皮之分。上表皮是向着阳光的一面,又称为腹面;下表皮则是背着阳光的一面,称为背面,它们都由表皮细胞所组成。在叶表面(尤其是上表面)往往有一层蜡状的角质层所覆盖,它可防止或减少叶片水分的丧失。上、下表皮分布着许多称为气孔的小孔,通常以下表皮上的气孔数目居多。



叶面上气孔的总面积大约占它们所在叶片面积的 1% 左右。气孔通常由两个保卫细胞和它们之间的小孔组成。叶片表皮细胞中,除保卫细胞含有叶绿体外,其余均不含叶绿体。保卫细胞最重要的功能是控制气孔的开关。因此,气孔是“绿色工厂”——叶片的“门户”。因为植物在进行光合作用时,外界的 CO_2 进入叶片和氧气从叶片释放出来都要通过气孔这个“大门”。此外,气孔也是植物进行蒸腾作用时散失水分的主要通道。蒸腾作用对植物的生存有着巨大作用,除我们上面所谈及的,它不仅对根系进行被动吸水时拉力的形成十分重要(这种拉力的形成,才能保证根系充分吸收水分,并把水分提供给位于植物上部的冠层叶片)外,而且还可大量耗散热量(在蒸腾作用中,1 克液态水完全变成水蒸气时,需要消耗 2092~2150 焦耳的热量),使叶片不至于被强烈阳光灼伤。当气孔充分开放时,叶片内、外的气体可畅通无阻地进行交换,这

便可保证叶片进行光合作用时对原料—— CO_2 的需求。要维持每平方米叶面积正常地进行光合作用,每小时大约需要 10~20 立方米的空气进出叶片,充分开放的气孔完全能够胜任这一繁重任务。

叶片上、下表皮之间是叶肉组织。靠上表皮的叶肉称为栅栏组织,而靠下表皮的叶肉称为海绵组织。这些组织中的叶肉细胞均含有称为叶绿体的绿色小颗粒,可以用光学显微镜观察到它们。一个叶肉细胞通常含有几十个甚至几百个叶绿体。叶片中所含的叶绿体其数量十分惊人,如 1 克菠菜叶片大约含有 4 亿个叶绿体。叶片中以栅栏组织的细胞含叶绿体数量居多,大约占叶肉细胞总叶绿体数的 80%。例如,在蓖麻叶片中,每平方毫米表面积下的栅栏组织中约含有 40 万个叶绿体,而相应的海绵组织中仅含 9 万个叶绿体。叶肉中含有如此之多的叶绿体,这有利于扩大叶片的受光面积,使叶片能更充分地吸收光能供光合作用利用,同时可为光合作用的各种反应提供足够的场所,使光合作用高效率地运转。

随着科学技术的发展,到 20 世纪 50 年代初期,人们已经能从叶片中分离出完整的叶绿体,并证明这种离体叶绿体在人工条件下,可把 CO_2 和水合成为碳水化合物,并释放出氧气,而且在短时间内,这种叶绿体的光合作用能达到它们在叶片中的水平。这便不容置疑地说明,叶绿体是植物进行光合作用的场所。

对叶绿体结构和组成成分的研究,发现它们含有各种光合色素(叶绿素 a 和 b,以及类胡萝卜素等)和电子传递体。它们用于吸收和传递光能,并把光能转化为生物化学能,可视它们为叶绿体的“动力系统”,因为它们所形成的化学能用于驱动合成有机物的光合碳同化的运转。此外,还含有作为催化剂的各种酶,用于催化化学能的形成和有机物的合成。因此,叶绿体实际上是植物合成有机物的生产“车间”。

此外,在叶片的叶肉中,还贯穿着叶脉,它们是“绿色工厂”的“运输系统”——叶片的输导组织。这种运输系统既可以把根系吸收的水分,以及溶于水中的无机盐运送到叶片的各个部分,供光合作用合成有机物所利用和为叶片提供所需的营养物质,又可将“生产车间”——叶绿体合成的产物外运,以保证“生产”中有充足的原料供应和足够的生产

空间。

可见,作为“绿色工厂”的叶片,其结构十分复杂。它犹如一座设备非常齐全,各种部件十分协调、有机配合的现代化工厂,以保证叶片在阳光下,能源源不断地完成当今人类尚无法完成的、极其复杂的“生产”过程——把水和 CO_2 合成为有机物。

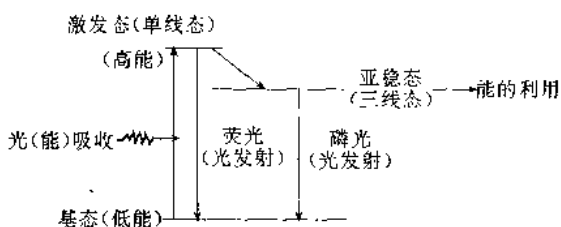
植物怎样进行光合作用

植物的光合作用实际上包括光反应和暗反应两个过程,通过这两个过程的协同作用,最终合成碳水化合物等有机物质。下面将分别简单地介绍这两个过程。

光反应 光合作用,顾名思义就是在光下才能起作用的反应过程。光合作用是以太阳光能为动力,它要利用光能,首先得把光能吸收,否则就谈不上对光能的利用。

叶片中吸收光的物质是存在于叶绿体的光合色素,这些色素都有发色团的关键结构。当光射到色素分子时,光量子的能量就全部交给发色团的电子,获得额外能量的电子能克服原子核正电荷对它们的吸引力,使该电子从处于基态的最低能级跃迁到富含能量的激发态,达到高电位能级,这样光能被色素吸收了。

从图中可以看到,处于基态的叶绿素分子吸收光能达到激发态后,由于不稳定,有返回基态的趋向,因此会发生一系列复杂的变化,



其中一条途径就是把能量传递出去,这种能量最终传递给光合作用反应中心叶绿素 a 分子,使之用于进行光反应。光合色素中的类胡萝卜素、叶绿素 b , 以及藻类的藻红素和藻蓝素, 它们都能把所吸收的光能高效地传递给叶绿素 a , 最后把能量传递给专门从事光反应的反应中心叶绿素 a 分子, 后者得到能量后受激发发生电荷分离, 然后把发射

类胡萝卜素 (吸收蓝光) → 藻红素 (吸收绿光) → 藻蓝素 (吸收橙红光) → 叶绿素a (吸收红光) ← 叶绿素b (吸收橙红光)

10%~50% 70%~80% 80%~90% ~100%

1. 三碳(C_3)循环途径 C_3 循环途径是由美国的卡尔文及其同事经多年研究发现的,因此这一途径又称为卡尔文-本森循环。他们在20世纪40年代,用同位素 ^{14}C 标记的碳酸氢根($H^{14}CO_3^-$)饲喂绿藻,发现照光后 ^{14}C 最早出现在一种称为 3-磷酸甘油酸(PGA)的三碳酸中,这说明它是光合作用的最初产物。后来人们把凡是在光合作用中,固定 CO_2 后最初产

• 13 •

C_3 循环途径是光合碳同化最重要的途径,也是唯一形成糖的途径。它固定和还原 CO_2 并最终形成碳水化合物,实际上经历着羧化、还原、再生和产物合成四个阶段。羧化阶段是使进入叶绿体的 CO_2 与它的受体 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)起反应(由 RuBP 羧化酶所催化),形成 PGA,于是 CO_2 便参与 C_3 循环中;还原阶段是使上面所形成的 PGA 还原,结果光反应形成的部分化学能便储存到 PGA 的还原产物——磷酸甘油醛(一种三碳糖,用 G-3-P 表示)中;再生阶段是使一部分 G-3-P 通过一系列反应重新合成 RuBP,以便接受源源不断地进入叶绿体的 CO_2 ,使 CO_2 的固定继续进行下去;产物合成阶段则是使另一部分 G-3-P 经一系列酶促反应形成葡萄糖、果糖、蔗糖、淀粉和纤维素等碳水化合物。在这过程中的能量转换效率高达 88.7%,所耗损的能量则用于推动光合环的运转。由此不难看出,光合作用的碳同化过程是植物贮藏日光能(日光能先在光反应中转化为高能化合物 ATP 和 NADPH,然后在碳同化的暗反应中,再把这些高能化合物的能量转化并贮存于所形成的碳水化合物中)和积累碳水化合物等有机物的过程。

2. 四碳(C_4)循环途径 到 20 世纪 60 年代,人们通过对许多具有高光合速率,而且适于在高温、高光强和较干旱条件下生长的野生植物或农作物进行研究,发现它们固定 CO_2 后的最初产物不是三碳(C_3)酸,而是四碳(C_4)酸。为了与最初的光合产物为 C_3 酸的 C_3 循环途径相区别,把最初产物为 C_4 酸的光合碳同化途径称为四碳(C_4)循环途径,并把具有 C_4 途径的这类植物称为四碳(C_4)植物,如玉米、高粱和甘蔗等属于这类植物。

C_4 循环途径的特点是: CO_2 进入叶肉细胞后,先在细胞质中的碳酸酐酶作用下与水起水合反应,形成碳酸氢根(HCO_3^-),后者再在叶肉细胞叶绿体的磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)羧化酶的催化下,与受体 PEP 反应形成光合作用的最初产物——草酰乙酸(一种四碳酸)。经研究发现,这种 C_4 酸并不像 C_3 植物中的 C_3 酸(PGA)那样能进一步转化为碳水化合物,而是在有关酶的作用下发生脱羧作用,即把所固定的 CO_2 又重新释放出来。所释放的 CO_2 再进入 C_3 循环途径,在那里被固定和还原,最后形成碳水化合物。因此, C_4 植物既存在 C_4 循环途径,又存在