

植物营养生理学原理

下 册

Д. А. 薩比寧著

科学出版社

苏联科学院季米里亞捷夫植物生理研究所編輯

植物营养生理学原理

(下 册)

著 者 Л. А. 薩 比 寧
主 編 П. А. 金傑里教授

編 輯 委 員 会

A. J. 庫 尔 薩 諾 夫 院 士
A. A. 尼 契 坡 罗 維 奇 教 授
生物科学博士 И. И. 科 洛 索 夫
生物科学副博士 O. M. 特 魯 別 茨 科 娃

刘 富 林 譯

科 学 出 版 社

1958

植物营养生理学原理(下册)

原著者	[苏] 瓦. A. 薩 比 寧
編輯者	苏联科学院季米里亞 捷夫植物生理研究所
翻譯者	刘 富 林
出版者	科 学 出 版 社 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
印刷者	科学出版社上海印刷厂
总經售	新 華 書 店

1958年5月第一版	書号: 1138 字数: 266,000
1958年5月第一次印刷	开本: 787×1092 1/18
(滬) 0001-2,565	印張: 13 4/9 插頁: 6

定价: (10) 2.90 元

Д. А. Сабинин

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ
(ТОМ II)**

Изд. АН СССР 1955

內 容 提 要

这是一本植物生理学方面的經典著作，全書共分五章，即植物細胞原生質的結構、植物內的水分代謝、植物的礦質营养、光合作用和植物的呼吸。

中譯本分上、下兩册出版，上册包括前面三章。下册包括第四章光合作用和第五章植物的呼吸。第四章作者对这一生理学的复杂部分加以簡單但又周密和有批判地論述光合作用的各个方面，特别是参与光合作用的色素光化学問題，能量轉化和量子生产效率等問題。第五章作者着重談到呼吸对植物获得能量和产生及保持原生質結構过程之間的关系，他引用了从帕拉定-巴赫一直到近代的最新理論。中譯本除这两章外，还包括作者終生科学活动的記述及作者的全部著作等等。

总之本書包括的內容不單單是营养而已，而且还叙述新陈代謝生理学，叙述了以前俄文植物生理教科書中尚沒有的材料。

目 录(下册)

第四章 光合作用	270
一. 光合作用的一般概念及其研究的任务	270
二. 在光合过程中很活躍的光譜部分	272
√三. 根据近代概念光合作用是光化学反应	280
四. 量子概念在光合研究中的运用	285
五. 叶綠体的色素	290
(一) 叶綠素, 它們的物理和化学性質	291
(二) 在鮮叶內叶綠素的状态	295
(三) 叶綠体的类胡蘿卜素	298
(四) 同化細胞的輔助色素	300
(五) 色素系对光照条件的适应性	301
(六) 叶綠素的形成和累积过程	302
(七) 类胡蘿卜素的形成和积累	306
六. 光合作用的力能学	307
√七. 光合作用与外界条件的关系	311
(一) 光的强度	311
(二) 对限制因子原理的批判分析	314
(三) 二氧化碳的含量	318
(四) 溫度	320
八. 确定光合作用中有暗反应存在是研究这一过程的速度与外界条件关系的共同結論 之一	322
九. 对“光合作用是二氧化碳的光解”这一概念的批判	327
十. 光合作用的近代概念	332
(一) 光合作用是光还原过程	332
(二) CO ₂ 的固定	333
(三) 光合作用时氫的形成	335
(四) 氧的釋放	338
(五) 关于“甲醛是光合作用的中間产物”的問題	341
(六) 光合作用产物	344
十一. 水生植物的光合作用生态学	347

十二. 陆生植物的光合作用生态学	355
(一) 光的光谱成分	355
(二) 光的强度	358
(三) 二氧化碳的含量	361
(四) 同化器官的持水量	364
(五) 光合作用的昼夜进程	365
十三. 光合作用与产量	366
第五章 植物的呼吸	371
一. 呼吸过程的意义	371
二. 呼吸的材料	371
(一) 关于糖类是主要的呼吸材料这一概念的证据	371
(二) 基本呼吸	376
(三) 呼吸系数的测定是确定呼吸材料的本性的方法	377
三. 呼吸时能量转化的平衡	381
四. 对“呼吸就是燃烧”这一概念的批判	383
五. 缺氧呼吸及其与有氧呼吸的关系	387
六. B. II. 帕拉定的呼吸理论	393
(一) 氢的活化	393
(二) 借水进行的缺氧氧化作用	396
(三) 根据 B. II. 帕拉定概念的受氢体本性	397
七. 酒精发酵的化学历程	400
八. 有氧呼吸	406
(一) 从物理化学的近代概念来看有氧呼吸的反应本质	406
(二) 呼吸时细胞色素在电子传递中的作用	411
(三) A. H. 巴赫关于呼吸时氧活化的理论	416
九. 在呼吸过程中各个个别呼吸系统的作用	420
(一) 细胞色素氧化酶	420
(二) 多酚氧化酶	423
(三) 具有氢硫基的化合物	425
(四) 黄素酶	427
(五) 过氧化物酶	428
(六) 四碳二元酸	431
十. 呼吸过程的总图解	432
十一. 呼吸时所释放的能量之利用	435

十二. 氧化的再合成反应	438
参考文献	442
季米特利-亞納托尔也維奇-薩比宁教授的科学活动	456
Д. А. 薩比宁的科学著作目录	469
作者所翻譯的著作	471
在 Д. А. 薩比宁教授直接指导下所完成的著作目录	471
附录: 評 Д. А. 薩比宁著“植物营养生理学原理”	474
人名索引	479
術語索引	485

第四章 光合作用

一. 光合作用的一般概念及其研究的任务

生物界的生活以無限的多样形式展現在我們面前。对生物所进行的生理研究使我們了解各种有机体新陳代謝过程的惊人多样性。但是这种生活現象的多样性不应当成为生理学家去發現整个生活过程所具有的共同特点的障碍。任何生物的生活現象的全部总合,生長、运动、化学轉化的全部工作形式都是以利用有机化合物的化学能为基础的。“生活与廖納尔多-达-文契(Леонардо-да-винчи)燭焰”这个漂亮的譬喻中,含蓄着意义深長的思想:能燃燒的物質的能量是生活的基础。

各种生物利用这种能量的方式是極不相同的,而有时候,甚至并非在氧化过程,而在分解过程中,有机物質的化学能也能被生命利用。这种情况常發生在兼性嫌氧菌(факультативный анаэроб)和專性嫌氧菌(облигатный анаэроб),它們缺氧也能生活,它們能依靠有机物質的嫌氧分解(анаэробный распад)所产生的能量来进行全部生命活动。因此必須承認,在植物有机体和动物有机体中,有机化合物能量的降解途徑是非常不同的,而我們發現微生物內新陳代謝的形式特别多。

虽然在有机体中有机物質的逆行轉化形式是如此的多种多样,但有机物質的最初合成途徑在整个有机界却只有一种。这一途徑就是在含有叶綠素的植物有机体内所进行的光合作用。在帶有叶綠体的細胞內,进行着有机物質的合成,并于其內积累着来自太陽的能量。

氮縮合成氨的核反应过程是太陽輻射能的来源。在进行这些反应时,有大量的能量成太陽輻射能的形态释放出来。發生着能量的色散(обесценение)、漫射(рассеяние),熵的增長(возрастание энтропии)。从太陽帶到宇宙空間来的光子达到地面,而就在在这里在光子漫射的巨大範圍中的一隅之地进行着光合过程¹⁾。这一过程的結果,进行植物內有机物質的合成和能量儲蓄;但是为了与这些进行时熵减少的过程相

1) 应该指出,在宇宙的范围內,光合作用并不是使熵的增長进程减慢的唯一过程。一个系統的熵是其状态的或然率的函数,并且是靜态的概念。

只有离平衡很远的系統,熵的增長才具有很巨大的或然率。

整个說来,在無限的宇宙中,在無限的时间內,凡具有熵的增長和减少的系統都有靜态的可能的。

因此,在整个宇宙中,有时在某些地方,某些系統,熵接近于最大值,有时在另一些地方远离了最大值,例如在产生新的星球时即如此。

但是,导致熵减少的宇宙过程的物理学原理还是研究得很少——編者注。

应，就有太陽上氫原子核能量的代償性降解过程存在。因此光合作用是一个極重要的过程，在这一过程中，在太陽系的一个部分内能量的降解作用就使太陽系另一部分的能量水平得到提高。因此光合作用問題可以簡要地作如下的提法：太陽能是怎样会成为在含叶綠素的植物細胞内积累叶子所形成的有机物質的能源的？

光合作用問題的这种提法是从能量守恒定律(закон сохранения энергии)創立时起才形成的。在地球上能量循环的总概念中，光合作用占有重要的地位，但对植物吸收光的活动的研究与这一过程的重要性来比較是完全不相称的。例如，Г. 格尔姆戈尔茨(Гельмгольц)在1854年曾写道：“在我們沒有足以得出如下結論的試驗，即消失了太陽光动能是否等于在同一时候所儲蓄起来的化学能。”(第127頁)

这一在整个自然科学的宇宙觀的意义上来看極重大的、而且又很艰巨的問題已为当时尚很年輕的、初出茅廬的科学家 К. А. 季米里亞捷夫所解决。在1868年俄国第一次自然科学家和医生的代表大会上，К. А. 季米里亞捷夫在自己向广泛的科学界人士所做的第一次演說中对其开始研究的問題作如下的說明：“研究这一現象的化学和物理条件；測定間接或直接参与这一过程的太陽光組成部分；观察它們在植物内的作用一直到消失，即一直到它們轉化为內功(внутренняя работа)*时的命运；測定作用的能量与有效的功(произведенная работа)之間的比例——虽然可能这是遙远的任务，但却是光輝的任务，要做到这一切就需要生理学家同心协力以赴之。”(季米里亞捷夫, 1868; 1937年, 第II卷, 第13頁)

从格尔姆戈尔茨發表了上述意見和季米里亞捷夫开始了研究时起，在80多年期間，曾有許多杰出的自然科学家致力于光合作用的研究，数百次的实验研究提供了丰富的材料來說明各个个别問題。在总结中，我們現在系統地来談談由于前面所提出的光合作用总問題而产生的各个个别問題。光合作用是靠了吸收太陽能而进行的許多偶联的光化学反应和暗反应。因此为了回答“这些轉化的整个循环究竟如何进行”这一問題，就应该从說明光合作用的光化学反应开始。

为了解吸热的光化学反应就应该做到下列各点：(1)确定在这种反应中活躍的那些光譜部分；(2)研究光化学轉化的力能学平衡；(3)当过程进行的条件改变时要作出所研究的反应的动力学之完善概念；(4)查明紧接初生光化学轉化后的次生暗反应；(5)得出关于整个反应环节的机制的概念。这样就可以根据光化学反应的近代概念來說明“研究与吸收大量能量有关的任何光化学过程的任务”。我們所拥有的植物生理学研究材料使我們能說明上述的全部有关光合作用的問題。本章的头几

* 即指潛能而言——譯者注。

部分是对这些材料加以叙述。为了解作为生理过程的光合作用，不仅必须确定说明植物吸收光时能量与物质转化的一般特点，而且还必须分析各种生态条件下这一过程的特性。本章的后面几部分即将谈到这里所谈的一些问题。

二. 在光合过程中很活跃的光谱部分

对任何光化学反应的叙述应从确定这一反应中很活跃的那些光谱部分着手。格罗特古斯定律(закон Гротгуса)为解决这一问题提供了理论的根据，这一定律是光化学的基本原理之一。这一定律说明：只有被吸收的光线才是光化学上活跃的。凡是光化学上起反应的物质具有极明显的选择吸收作用的情况下，就不难指出在其中可能进行这一光化学转化的光谱部分。这时甚至从质上来回答这样的问题：在某一波长的光中是否能进行光化学反应，这样的答案已足以得出关于格罗特古斯定律的适用性的这一结论。

但是问题的解决要适应于光合反应是比较困难的。同化组织的色素系统在光谱的各部分都有吸收作用，而从波长大约为 4500\AA 起的蓝紫部分则吸收得最完全。当然，吸收光谱是色素层的厚度或色素浓度的函数，因此关于叶子的消光作用(раме́ние света)问题具有首要的意义。根据布朗和埃斯科姆布(Brown and Escombe, 1905年)的材料，可以认为即使很少被吸收的绿光部分而叶子的消光作用还是很显著的。

因此，在确定格罗特古斯定律对光合过程的适用性时必须采用下述办法，即比较在各种波长的光中这一过程的速度和这些光的吸收作用。在说明这一问题的大量著作中，从其成就、方法的完善性和所得结果的价值来看，首推1875年发表的K. A. 季米里亚捷夫的研究工作：“关于植物对光的吸收”(1937年，第II卷)。虽然这一著作的发表距我们已有75年之久，但并不失掉其重要性。

在完成这项工作的过程中和在K. A. 季米里亚捷夫的全部活动中，他对研究方法问题所予的严重注意实起决定性作用。他对方法的有批判的创造性研究估价极高，并在这上面化了許多精力和时间。因此K. A. 季米里亚捷夫能避免在方法上犯错误，而这些错误正是他的前辈、他的同时代的人、以致已经到了20世纪在这方面进行研究的許多生理学家都犯过的。为了用光谱的一定部分的光线去照射研究材料，K. A. 季米里亚捷夫利用了这样的方法：在试验时，将带叶子的受光器直接放到光谱的一定部分。这个方法在当时并不是新的，而德勒彼尔(Draper)、萨克斯(Sachs)、雷恩喀(Reinke)及其他科学家早就用过，但K. A. 季米里亚捷夫在其应用

方面大大地加以改良了，并消灭了在 K. A. 季米里亞捷夫之前曾用这一方法进行研究工作的所有研究工作者的錯誤。K. A. 季米里亞捷夫的前輩們为了希望得到足够的光合作用速度，他們靠了增大分光鏡縫的寬度来保証所需要的光的明亮度。通过这种处理，当縫的寬度为 10—15 毫米时，这正如雷恩喀的試驗中所实行的那样，获得了預期的生理效果：在明亮的光譜中，光合作用是如此迅速地进行的，以致其速度很容易計算出来。但是增加了光譜的亮度却失掉光譜各个个别部分純度值(цена чистоты)。因此試驗失去其所进行的条件的必要精确性。根据用这一方法所得到的材料，德勒彼尔和薩克斯作出了完全錯誤的結論，似乎光合作用是在太陽光譜的黃光中进行得最快，即似乎在我們的眼睛感到最明亮的、但叶子的吸收却較差的这种光中光合作用最快。如果事实正是这样的话，那末能量守恒定律不仅得不到証明，而且相反地，研究光合作用的結果就会与这个自然科学的基本原理之一相矛盾。K. A. 季米里亞捷夫在自己的博士論文中揭露了他的前輩們在研究光合作用过程时为这一过程的进行所創造的物理条件中所犯的方法上的錯誤，并在他自己的实验中消灭了这些錯誤。

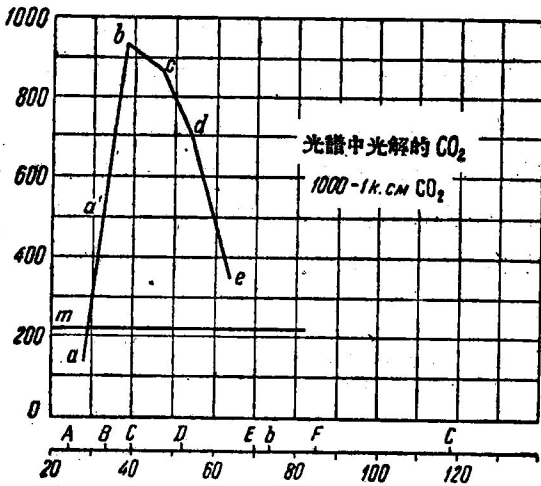
K. A. 季米里亞捷夫在改进分析气体的方法上也做了很多的、而且很困难的工作。如果說 K. A. 季米里亞捷夫的前輩們采用了不能容許的分光鏡縫寬度，那末在某种程度上这种錯誤方法也是被迫才采用的。气体分析法的灵敏度是如此低，以致在光合作用的速度很低的情况下不能計算气体代謝。在所采用的分光鏡縫的寬度很小，并因此而照度很低的情况下来轉而用單光譜(чистый спектр)进行工作之前，應該先进行提高气体分析法的灵敏度。这一工作已由 K. A. 季米里亞捷夫胜利地完成，并为許多科学家所承認和予以很高的估价。

必須指出，K. A. 季米里亞捷夫所应用的气体分析法把很高的灵敏度与很大的精确度結合在一起。这还不能說就是恩格尔曼(Engelmann, 1883年)所提出来的用顯微鏡研究細菌的氧測定法。这是因为不仅这一方法的灵敏度超过了 K. A. 季米里亞捷夫所用的方法，而且在任何时候都可以作为确定氧之存在的方法来应用。但与很多非常灵敏的方法一样，恩格尔曼的方法精确度很小。一般很难估計这一方法的錯誤所在，因为应用此法所得結果很难重新再一次获得。这是許多反复無常的方法之一，这些方法对作者來說是不可缺少的，而对所有其他人來說則完全不能接受的。K. A. 季米里亞捷夫認為这个方法对进行精确的工作來說是無法应用的。

K. A. 季米里亞捷夫在自己的研究中，拒絕应用所謂数气泡法(метод счета пузырьков)，并完全正确地指出这个方法的不精确性。不精确的根源在于：从水生植物切

枝中成气泡状释放出来的混合气体成分是不恒定的。这是一种富含氧的氮与氧的混合气体,其内所含的氧百分数决定于气体释放的速度。释放氧的速度愈快,则所释放出来的气体内含氧也愈多,也即表示光合作用的速度愈高。因此可以认为数气泡法是计算光合作用速度的相当粗略的方法。为了解决格罗特古斯定律对光合作用的适用性问题,就需要另找较精确的方法。

K. A. 季米里亚捷夫在自己的试验中用光谱中一定部分的光来照射被试材料以造成能很好地再次获得的一定照射条件。K. A. 季米里亚捷夫应用了精确而灵敏的



气体分析法,从而得到了很优良的结果。这些结果可以很扼要地用曲线的方式表示出来,这样的曲线代表光合作用速度与射来的光的波长之关系(图 95)。经确定,光合作用的速度最快的是叶绿素吸收得最多的中间的红光部分。这一结果可以认为是格罗特古斯定律适用于光合作用的证明(季米里亚捷夫, 1904 年)。

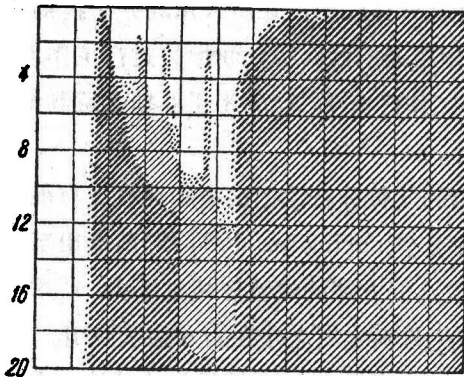


图 95 二氧化碳的同化与光的光谱成分的关系(上图),以及叶绿素对各种波长的光谱的吸收与叶绿素层厚度的关系(下图)(采用季米里亚捷夫图)

K. A. 季米里亚捷夫的试验结果是经得起时间的考验的。在他的试验结果发表后经过 65 年的时间,所有重新从事这一问题的研究的科学家都一致证明了 K. A. 季米里亚捷夫关于红光对光合作用起主导作用的结论。但是在利用阳光进行研究时也得到这一结果,不过未明瞭的问题是:这种结果对光谱中具有另一种能量分布情况的其他光源照射的适合程度如何?

在解释自己所得到的结果时, K. A. 季米里亚捷夫认为光的一个特性——能量的大小具有决定性意义,而这种能量是某一波长的光所带有的。这里他所依据的是光合作用的普遍概念,认为光合作用

是光化学反应，其特点在于每克分子被轉化的物質要吸收大量的能。因此他預料到在富含能量的太陽光譜部分光合作用的速度最快。K. A. 季米里亞捷夫認為這就是能量守恒定律适用于光合作用的必然結果。由于抱着一种希望想証明能量守恒定律可能普遍适用于生物界，适用于有机物的建成和能量的儲蓄的基本过程，就使得 K. A. 季米里亞捷夫集中自己的力量于有关“不同波長的光中光合作用的速度”这一問題上，而这一問題似乎只具有局部的意义。当然，这一問題的研究只是一种确定能量守恒定律适用于有机界能量循环的間接方法。但对这一方法的采取應該認為是非常成功的。在 19 世紀中叶未必有更成功的方法。

現在，在很辽远的历史前景中，我們已完全理解了前面所指出的 K. A. 季米里亞捷夫的主要經典著作的卓越而强有力的方面，但我們也知道了他在討論研究結果中所犯的錯誤。当然，这种錯誤不仅是我們的著名植物学家所作出的，而且也是当时的物理学家所造成的。根据对太陽光譜中能量分布的測定，大家認為这种曲綫在夫牢因和裴譜綫 B 和 C 之間的紅光部分具有最高点。正如分光鏡所确定的那样，在光譜的这一部分存在着叶綠素吸收作用的最高点。K. A. 季米里亞捷夫肯定了这两个最高点相吻合的这一基本事实的意义。在这种相吻合的情况中他看到植物界的光合机构表現了对太陽輻射最完善的适应性。

但是最近对太陽光譜中能量分布的較精确的測定，特別是亞波特 (Аббот) 和 Д. И. 伊万諾夫斯基 (Ивановский) (1915 年) 的研究工作証明，由于太陽光所通过的大气層的差异而使太陽光譜中能量的分布变化很大。在地表的大气界綫內，綠色光中的能量最高。当太陽的位置很高时，地表也产生同样的情况；随着太陽位置的高度减小时和陽光通过大气所經途程增長时，能量的最高点轉移到光譜的紅光部分中去了。

因此，在中午的时间，太陽光譜中能量的最高点与叶綠素吸收作用的最低点相吻合。Л. А. 伊万諾夫發展了 K. A. 季米里亞捷夫关于叶綠素的适应作用这一观点 (1946 年)，并指出，叶綠素对綠光的吸收很少这一事实在植物生活中具有巨大的意义，因为由此可避免其地上部分的过热作用。在早晨和傍晚时期，当太陽的位置較低时，輻射的总强度减低，从而也就减小了植物过热的可能性。在这时叶綠素所吸收的輻射部分也就增加。如果估計到在散射光中，光譜的藍紫光部分的短波綫占优势，也就是叶綠素对光的吸收作用的第二个最高点所在的这些光綫占优势，那末叶綠素适应于“捕捉”落到綠色表面上的光綫这一点自然更加可以理解的了。

K. A. 季米里亞捷夫第一个完全正确地估計到太陽光譜的紅光对光合作用的重

要意义。他在与同时代人的激烈論战中热烈地坚持着这个原理。

K. A. 季米里亞捷夫(1884年)在拟訂出在藍光和紅光中研究光合作用的方法后曾指出,紅光的效能大于藍光。例如,如果在紅光中叶子所吸收的能量和光合作用强度作为 100, 那末在藍光中被吸收的能量则为 70, 而光合作用强度则为 54 而已。因此,在植物吸收光綫时,紅光的能量被利用得比任何其他波長的光更好。这一原理在 K. A. 季米里亞捷夫关于光合作用的著作發表后經過半世紀后已为瓦尔布尔格及其同事(Warburg und Negelein, 1922年)所証明,这是根据关于光的性質及其参与光化学反应的情况的新观点而得出的。不仅在具有特殊的能量分布情况的太陽光譜中的紅光,而且在任何射綫源的光譜中的紅光对光合作用都具有很大的意义。

在光化学的量子論以前的时期發展关于紅光对光合作用具有很大意义的这一正

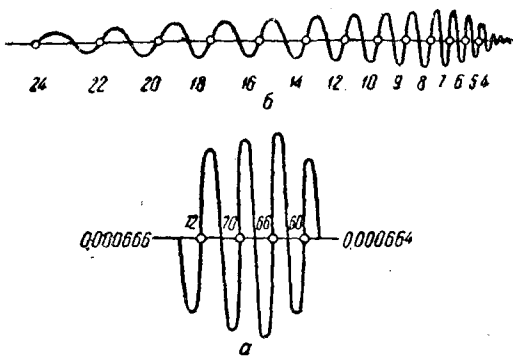


圖 96 在光譜的各部分中波長的變幅

- a. 波長从 600 到 720 毫微米之間的光波的變幅;
b. 波長从 400 到 2400 毫微米之間的光波的變幅。

(采用季米里亞捷夫圖)

确观点的功績应归于 K. A. 季米里亞捷夫。在寻求这一現象的解釋的过程中,他比較了各种波長的光綫的基本物理特性。其中的一个特性:各种波長的光波的变幅(амплитуда колебаний)引起了他的注意。光波的能量与其振幅的量子(квадрат)成正比,而与波長成反比。根据朗格勒(Langley)与亞布納(Абней)关于太陽光譜中能量分布的材料, K. A. 季米里亞捷夫(1884年)計算出各种波長的光波变幅值,并得到如前面所列的两个圖中(圖 96)所示的結果。K. A. 季米里亞捷夫認為,“光綫的光化学作用不仅决定于其被吸收的程度,而且决定于光波的能量或变幅……換言之:在两种相同地被吸收的光波中,凡具有最大变幅的光波,其作用也最大。”(季米里亞捷夫, 1937年,第 1 卷,第 419 頁)

不仅在 K. A. 季米里亞捷夫的實驗工作出現的时期,而且在后来的半个世紀中,一直到瓦尔布尔格(Warburg)的研究發表,关于各种波長的射綫的意义問題仍繼續引起植物生理学家們的兴趣。对这个問題曾有許多研究工作者进行过研究,但除了 K. A. 季米里亞捷夫的工作外,可以指出的唯一的是在研究問題时作出重大貢獻的那些研究工作。这就是俄国科学家 A. A. 利赫切尔(Рихтер)和德国植物学家恩格尔曼(Engelmann)的研究工作。

在 K. A. 季米里亞捷夫的研究工作后經過 25 年, A. A. 利赫切尔(1902 年)曾作过重要的嘗試,直接比較了在光譜的各个部分中綠色叶片对光能的吸收作用和光合作用的值。A. A. 利赫切尔利用了液态濾光器 (жидкий светофильтр), 在其試驗中应用的有重鉻酸鉀和过錳酸鉀溶液以及含氨的氧化銅溶液。在太陽光下在这些遮光板 (экран) 后面把竹叶的小塊放在淺皿中,并用气体分析法来計算二氧化碳的吸收。在光譜的各部分中叶子所吸收的能量的測定是用間接的、但是很精确的方法来进行的。从面积与試驗中所采用的叶塊相等的叶塊中提取全部色素,并溶于容积与所取叶子部分相等的酒精中。用上法配制的溶液对光的吸收作用自然可以認為与叶組織对光的吸收作用相同。

A. A. 利赫切尔的重要試驗結果可很簡單地来表示。如果在橙色遮光板后面的光合作用速度和能量吸收值作为 100, 那末其他遮光板的相应数值可表示如下(表 50)。

表 50 光譜的各部分光綫对光合強度的影响

遮 光 板	对 光 能 的 吸 收	光 合 强 度
$K_2Cr_2O_7$	100	100
$KMnO_4$	47.5	48.0
$CuSO_4$ 于氨中	36.0	34.4

縱向的兩欄数字表示出惊人的一致性。这使研究的作者有充分的理由得出結論:在叶內光能所进行的光工作与被吸收的能量成正比,而与被吸收的光的波長無关。作者完全正确地強調說他的研究工作并不提供理由来作出如下的断言:叶子所吸收的每一部分光能都被用于光合作用。A. A. 利赫切尔的結論仅談到叶內所进行的光工作与叶子所吸收的能量之間的比例。A. A. 利赫切尔的研究在光合作用方面的广泛的科学文献中占有很特殊的地位。这一研究工作的作者借严格的定量方法而获得了被吸收的能量与所进行的光工作的数值上的近似一致,無疑这在任何他人所尚未得到过的。因此 A. A. 利赫切尔的研究工作提供了根据来得出具有較广泛意义的結論,但这些結論的重要性和价值一直到他的研究發表后經過 25—30 年后才显示出来。

在被吸收的光能数量与光合作用(不依赖于被吸收的光綫的波長)速度之間的价格比例的确定使能够得出如下的兩個結論。可以得出的第一个結論:被吸收的各种波長的光能一样地可以作为光合作用的能源。这一結論与 20 世紀初占統治地位的、

对光的本性及其对化学反应的意义的观点完全一致。因此这一结论取得了大家的信任,并为当时的物理学家和生理学家所乐意采纳。但是正如现在我们所知道的那样,这个在当时不引起任何怀疑的结论实际上是不正确的。

A. A. 利赫切尔的试验材料使能得出另一个结论,这个结论虽然并不怎么突出,但却非常重要。在这位科学家的试验中比较了橙色遮光板和蓝色遮光板后的光能的吸收和光合作用。显然在光谱的一个部分——短波光——无论叶绿素和胡萝卜素都进行吸收,而在光谱的长波部分则只有叶绿素在进行吸收。虽然如此,但如果确定了被吸收的能量与光合作用速度的严格比例,那末可看出黄色素所吸收的光对光合作用是活跃的。不然,这一结论可能会作出如下的说法:质体的黄色素直接参与光合过程¹⁾。

这样的结论是可以作出的,但必须修改认为叶绿素是质体中唯一具有光合作用活动性的色素的这一惯常的概念。因此这个已经很好地为 A. A. 利赫切尔的试验所证明了的结论却有許多人认为是怀疑实验材料本身的正确性的根据。目前,当根据新的、非常精确的试验,我们可以认为关于类胡萝卜素参与光合作用过程的这一原理已得到证明时,我们才知道,从 A. A. 利赫切尔的试验所得出的这一结论是可信的。奇怪的是,长时期来,从利赫切尔的研究工作中得出的不可信的结论却被大家坚信为正确的,而现在作为估计质体中黄色素的意义的新观点之基础的结论却被否定了。

对同一问题——在光谱的各种光线中光合作用的强度——的研究在恩格尔曼(Engelmann, 1883年)的研究工作中曾进行过。在这位科学家的试验中测定光合作用的方法是很特殊,而且很难重复进行的。与 K. A. 季米里亚捷夫、A. A. 利赫切尔和许多其他的生理学家不同,他们在研究光合作用时都尽最大努力来采用化学上的气体分析法,而且改善了这一方法,但恩格尔曼却应用生物学方法来发现光合作用时所释放出来的氧。

恩格尔曼利用好气细菌的趋氧运动作为对氧的生物学反应。大家知道,当通气不良时,这种趋氧运动就停止,而当有氧出现时,即使是成微细的泡状存在,趋氧运动就恢复,因此当细菌群集在气泡傍时即表现出正趋氧性(положительный аэротаксис)。因为对细菌运动的观察是在显微镜下一小滴液体中进行的,因此借这一方法之助有可能发现很微量的氧。如果氧的释放是在标本的一定部位上进行的,那末细菌法

1) 在光谱的红光和蓝光部分光合作用的量子产量(КВАНТОВЫЙ ВЫХОД)相等这一事实可能是最可靠的证据来证明参与光合作用的不仅有叶绿素,而且还有类胡萝卜素。关于这些研究工作将在后面谈到(见 304 页)——编者注。

(бактериальный метод) 使能确定这一过程进行的部位。因此, 例如观察运动着的細菌即群集于細胞的叶綠体附近就成为可能了。

上述方法不仅是定性測定氧的一个很灵敏的方法, 而且还可以应用来定量測定光合作用时释放氧的速度。因此恩格尔曼应用显微分光鏡(микроспектроскоп), 以便在显微鏡視野中得到显微光譜(микроспектр)。为了根据細菌能动性获得而来确定有氧释放出来, 必須調整分光鏡縫隙到一定寬度, 也就是使具有一定的光强度。細菌能获得能动性的縫隙寬度的最低限就是在这部分光譜中光合作用速度的度量。显然在这种情况下, 释放氧的速度与縫隙寬度成反比。

在利用細菌法时所揭露的可能性是非常引人入胜的。但实际上, 在应用細菌法时会遇到很大的困难。这一方法的灵敏度是在变化着的, 这在頗大的程度上决定于細菌对氧存在的反应。菌种的年齡、培养細菌的条件、最后还有 *Bacterium proteus* 的菌系(这些菌系是恩格尔曼推荐供这个試驗用的)等这一切都能影响試驗結果。因此用細菌法試驗是很难进行重复試驗的。这也就是为什么这个以極大的灵敏度而引人入胜的方法只有在其創造者——恩格尔曼的手中进行过系統而广泛的利用。

表 51 綠色藻类和蕈类的光合作用强度与太陽射綫及煤气灯射綫的波長之关系

在夫牢因和裴譜綫上的各光譜部分	光 合 作 用 强 度	
	太 陽 光	煤 气 灯 光
A	6.38	15.6
√ B ^{1/2} C	100	100
D	55.1	36.3
E ^{1/2} F	69.9	16.0
F	86.1	16.9
G	47.2	4.5

在表 51 中所列的恩格尔曼的結果完全与前面談到的 K. A. 季米里亞捷夫和 A. A. 利赫切尔的材料相一致。証明上述各研究工作者关于“光合作用与被吸收的射綫波長的关系”的这些結論的正确性的很好証据就是: 在煤气灯中进行試驗时表示这种关系的曲綫的进程是在改变的。与太陽光圈(φотосфера)的温度相比較, 煤气灯火焰的温度是相当低的, 因此煤气灯光譜中的能量最高点移向紅外綫方面去了。因此煤气灯光譜的藍紫部分所具能量比太陽光譜的藍紫部分更少。恩格尔曼指出, 事实上在煤气灯的火焰中, 在光譜藍紫部分的光合作用比太陽光譜的要降低得更多。

恩格尔曼的試驗同样可以得出这样的結論: 黄色的質体色素是参与光合作用的。恩格尔曼对褐藻、紅藻、藍綠藻以及紅球藻(*Haematococcus*) 的光合作用都进行过研