

光合作用基本过程发现史话

付 雷 (中国科学院自然科学史研究所 北京 100190)

摘 要 本文概述了光合作用基本过程的发现历程以及光合作用概念的演变过程。

关键词 光合作用 基本过程 发现史话

生物的生长等生命活动需要将外界的物质同化为自身的组成部分,而生物的一切生命活动又都需要消耗能量。动物和人类都必需从食物获取物质和能量,而食物包括植物和动物两大类,其中植物是最根本的食物来源。此外,植物也是动物和人类呼吸所需氧气的制造者。然而,植物自身生长发育所需的物质和能量源于何处呢?这个问题曾经长期困扰人类。直到约四百年前(十七世纪初),人类才开始逐渐揭开植物据以生长发育的物质和能量的生成和转化过程的秘密,这就是光合作用的发现。那么,光合作用的基本过程是如何被发现的呢?

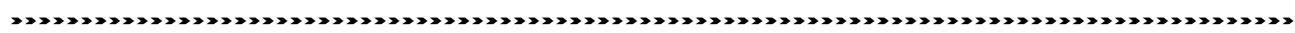
1 光合作用基本过程的发现历程

陆生植物生长在土壤中,人们很自然地想到它们生长所需要的物质和能量都来自于土壤,就连亚里士多德也是这样认为的。这一观念后来被比利时化学家海尔蒙特(Jan Baptista van Helmont,1579~1644)打破。他在 17 世纪初做了一个著名的实验:在一个装有 90kg 土壤的花盆里栽种一株 2.27kg 的柳树苗,并用有孔的铁质盖板封住土壤表面(这可以减少花盆中物质的散失以及盆外物质的进入),定期给柳树苗浇雨水;5 年

后将柳树连根称重,发现柳树的质量变成 76.6kg,同时称量土壤的质量,发现土壤质量只是减少了 56.7g。海尔蒙特据此得出结论:植物是由水而非土壤获得其生长的物质。海尔蒙特并没有做对照实验,而且对于减少 56.7g 土壤这一现象也没有做出解释^[1]。英国化学家波义耳(R. Boyle,1627~1691)用一种生长得更快的植物西葫芦(Vegetable marrow)做了类似的实验,得出了类似的结果,不过,波义耳认为植物体增加的质量主要来自于空气中的粒子^[2]。

大约在 1670 年,意大利生物学家马尔比基(Marcello Malpighi,1628~1694)指出,构成植物体的主要成分是通过叶片合成的。他认为植物体内存在由根部输送到叶部的水分的向上运动,以及由叶部输送到其他部位的营养物质的向下运动。他的这一思想被一些人解释为植物体内存在着像动物的血液循环那样的某种液体循环系统。

为了完善和改进海尔蒙特的实验,1699 年,英国科学家伍德沃德(John Woodward,1665~1728)利用长势基本相同的薄荷苗做了对照实验:将薄荷苗分为若干组,分别种在土壤浸出液、河水、渠水、雨水和蒸馏水



2625~2629

[6] Ohnson AR, Wick LY, Harms H. 2005. Principles of microbial PAH - degradation in soil. *Environmental Pollution*, 133(1): 71~84

[7] 芳 艳,毛 莉,唐玉斌,等. 2007. 外加碳源对尖镰孢菌降解萘的影响. *水处理技术*, 33(8): 54~57

[8] 强 婧,尹 华,彭 辉. 2009. 萘降解菌烟曲霉 A10 的分离及降解性能研究. *环境科学*, 30(5): 1298~1304

[9] 侯红漫,周集体,陈 丽. 2003. 白腐菌漆酶特性及异生芳香化合物的降解. *林产化学与工业*, 23(1): 89~93

[10] 惠 艳. 2009. 微生物降解石油烃研究进展. *山西化工*, 29(4): 25~27

[11] 郝洪强,孙祎敏,陈洪利. 2008. 石油烃类的微生物降解研究进展. *河北化工*, 31(12): 4~6

[12] 严 雪,杨永清,李永科. 2002. 不同营养条件下原始小球藻对萘的富集和降解研究. *应用生态学报*, 13(2): 145~150

[13] Macgillivray AR, Shiaris MP. 1993. Biotransformation of polycyclic aromatic hydrocarbons by yeasts isolated from coastal sediments. *Applied environmental microbiology*, 59(5): 1613~1618

[14] Hamme KE, Green B, Gai WZ. 1991. Ring fission of anthracene by eukaryote. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 188

(6): 10605~10608

[15] Chan LC, Lee JJ, Park JW. 2002. Solubilization of PAH mixtures by three different anionic surfactants. *Environmental Pollution*, 118(3): 307~313

[16] 易 欣,罗 琨,杨 麒,等. 2012. 生物表面活性剂强化污泥水解的研究. *环境科学*, 33(9): 3201~3207

[17] 欧阳科,张甲耀,戚 琪,等. 2004. 生物表面活性剂和化学表面活性剂对多环芳烃萘的生物降解作用研究. *农业环境科学学报*, 23(4): 806~809

[18] 曹 娟,徐志辉,李凌之,等. 2009. 产生物表面活性剂的石油降解菌 *Acinetobacter BHSN* 的研究. *生态与农村环境学报*, 25(1): 73~78

[19] 魏明宝,魏丽芳,郑先君,等. 2006. 低能 N⁺ 注入萘降解菌诱变研究. *河南化工*, 23(7): 11~13

[20] 刘晓艳,王庆莲,戴春雷,等. 2007. 生物基因技术修复石油污染土壤研究进展. *生物学通报*, 42(12): 6~7

[21] 魏明宝,魏丽芳,李 军,等. 2006. 细胞电融合构建高效萘降解重组菌株的研究. *农业环境科学学报*, 25(增刊): 725~728

[22] 刘志高,尹红梅. 2006. 萘降解遗传重组菌的构建及其对萘污染水体修复的研究. *资源环境与工程*, 20(3): 318~322

中。将这些薄荷苗放在相同的环境里,持续培养 56d。实验前后称量每组薄荷苗的质量,发现在土壤浸出液中培养的薄荷苗质量增加最多,在蒸馏水中培养的增加最少。这个实验表明,无论是水还是土壤对于植物的生长都是必需的。他把不同的水放在载玻片上烧干,留下了无机盐,发现土壤中的无机盐含量最多。由此,伍德沃德发现了无机盐对植物生长的作用。

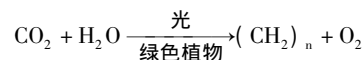
1727 年,英国牧师黑尔斯(Stephen Hales,1677~1761)在重复海尔蒙特的实验时做了进一步的量化,他在密闭的空气里测量了植物根的吸水量和叶子表面的水分蒸发量,发现容器中减少了大约 15% 的空气,他由此推断空气被植物吸收并被用于制造其生长所需要的原料物质。黑尔斯的实验驳斥了那些认为植物体内存在液体循环的假说。

1754 年,瑞士植物学家布内特(Charles Bonnet,1720~1790)发现,用光照射淹没在水中的植物,植物的叶片会产生气泡,后来证实气泡中的气体就是氧气,这也成为后来测定光合作用速率的通用的简便方法。

1771~1772 年,英国化学家普利斯特里(Joseph Priestley,1733~1804)做了一组实验:将一只小鼠放在密闭的玻璃钟罩里,小鼠很快窒息而亡;如果将小鼠和一盆薄荷苗一起放在密闭钟罩里,小鼠便活得好好的;将一支点燃的蜡烛放在密闭的钟罩里,很快蜡烛就熄灭了;如果将点燃的蜡烛和薄荷苗枝条放在一起,蜡烛就可以多燃烧一段时间。他由此作出推断,植物可以排出活命的“去燃素空气”。1775 年,他发现高温加热氧化汞,也可以产生这种“好空气”。当时他并没有提出“氧气”的概念。后续工作还要归功于瑞典药剂师舍勒(Karl Wilhelm Scheele,1742~1786)和法国化学家拉瓦锡(Antoine Lavoisier,1743~1794),后者在其 1785~1786 年的著作中首次使用了氧气(oxygen)一词。拉瓦锡还进一步发展了氧化和呼吸的概念,并且发现被植物固定的气体是由碳和氧组成的。

普利斯特里的实验激发了很多科学家的实验热情,但是当时的科学家在重复他的实验时却并没有获得普遍的成功。荷兰医生英根豪斯(Jan Ingen-housz,1730~1799)通过实验发现,绿色植物能够更新空气,这种作用只在光下才能进行,而且也只有植物的绿色部分才有这种作用。英根豪斯还发现,植物体内的碳来自于空气中的二氧化碳,是由叶子表面吸收的,而不是从土壤中吸收的。1779 年,他出版了《植物实验:发现植物在阳光下净化空气的巨大能力以及夜间和阴天对这种能力的破坏》(Experiments Upon Vegetables, Discovering Their Great Power of Purifying the Common Air in Sunshine, and of Injuring It in the Shade and at

Night) 一书,奠定了光合作用研究的基础,并提出了光合作用的经验公式:



日内瓦牧师塞内比尔(Jean Senebier,1742~1809)确证所谓的固定气体(即二氧化碳)为光合作用必需。他在 1782 年提出,植物在光照下吸收二氧化碳的同时会放出支持燃烧的氧气。

1796 年,英根豪斯明确指出,二氧化碳是植物碳的来源,他使用了碳酸来表示二氧化碳。

1804 年,瑞士化学家索绪尔(Nicolas Theodore de Saussure,1767~1845)发现,植物光合作用后质量的增加大于植物吸收二氧化碳和放出氧气后的质量差,由此推断水参与了光合作用。

1818 年,法国科学家佩尔蒂埃(Pierre Joseph Pelletier,1788~1842)和卡旺(Joseph Bienaimé Caventou,1795~1877)第一次从植物体内分离到了叶绿素,并对其做了命名。

1837 年,德国植物学家莫尔(Hugo von Mohl,1805~1872)发现并第一次清晰描述了植物细胞中的叶绿体。

1845 年,德国内科医生梅耶(Julius Robert Mayer,1814~1878)提出了能量守恒定律(即热力学第一定律),他提出植物通过光合作用把太阳能转变成了化学能。他的这一成就使后人得以阐明光合作用反应式的完整形式。梅耶的发现并没有马上得到认可,他甚至还试图自杀并被关进了精神病院。当时,梅耶并没有指出光合作用的产物是何种形式,化学能又以什么形式储存在植物体内。

1860 年,法国化学家布森格特(Jean Baptiste Boussingault,1802~1887)发现,光合比(即放出的氧与利用的 CO_2 体积比)约为 1。

1862~1894 年,德国植物生理学家萨克斯(Julius von Sachs,1832~1897)先将绿叶放置在暗处几小时,以便消耗掉叶片内的营养物质。而后将叶片做部分遮光处理放在光下,过段时间后,用碘蒸气处理这片叶子,发现遮光的部分没有颜色变化,而未遮光的部分变成了蓝色。该实验结果不但显示叶子制造的淀粉颗粒是第一种可见的产物,而且也证明了叶绿素在光合作用中的作用。萨克斯使用天竺葵的实验已经是中学课本中的经典实验。后来,捷克-奥地利植物学家莫里施(Hans Molisch,1856~1937)给出了照光的叶绿体中的淀粉的照片。

1874~1877 年,俄国生理学家季米里亚捷夫(Kliment Arkadievitch Timiryazev,1843~1920)发现叶绿素在吸收红光的时候光合作用效率最高,他认为叶绿素

定量定性相结合的教研技术在生物学实验课堂观察中的运用

张 锋 (福建省普通教育教研室 350003) 林 静 (福建省厦门第一中学 361000)

课堂观察的记录方式可以分为定量记录和定性记录两种。定量的记录方式是预先对课堂中的要素进行解构、分类,然后在特定时间段出现的类目中的行为进行记录。定性的记录方式是以非数字的形式呈现观察内容^[1]。目前中学生物学教研中常采用的听评课方式主要是定性记录,缺少统计学意义上的证据,而使用课堂观察的量表进行定量记录,虽然能突出的细节和深度,但是却容易忽略课堂的广度。笔者试图把基于课堂证据支撑的定量分析,与生物学教学专业内涵为基础的定性分析结合起来,进而作出基于证据的推论和评价。以此,让听评课能较好把握对课堂教学的整体感受,体现基于生物学科的理解、思考和分析,又能避免因为证据不足而面面俱到的经验之谈,为课堂评价提供充足的量化证据。

中学生物学课堂注重师生的互动交流,经过教研,

是一种光化学感光物质,叶绿素在吸收光以后诱发了化学传递,并进而导致一系列的后续反应。

1865 年,德国植物学家萨克斯(J. Sachs)通过实验发现,叶绿素不是普遍存在于整个植物细胞中,而是存在于一些细胞的小体中(后来人们将其命名为叶绿体)。

1882 年,瑞士化学家索雷特(Jacques Louis Soret, 1827~1890)发现了卟啉及其衍生物在蓝光区域的吸收光谱。这条带被称为 Soret 带。

1883 年,德国植物学家恩格尔曼(Theodor W. Engelmann, 1843~1909)发现在水绵的长螺旋状叶绿体中也有光合作用;好氧细菌在蓝色和红色光谱照射下的叶绿体附近聚集,从而确立了藻类中的叶绿素在氧进化中的地位。

光合作用的基本过程在 19 世纪结束之前都已被发现^[3]。然而,对于光合作用的认识却是刚刚开始。光能是如何转化为化学能的,叶绿素在光合作用过程中如何发挥作用的,无机物是如何一步步转化为有机物的,又有哪些因素会影响光合作用的效率,等等……这些问题都需要进一步回答。进入 20 世纪以后,科学家们综合运用了生物学、化学和物理学的研究方法,逐渐阐明了光合作用的机理,但对于光合作用更深层次的机理探秘,目前仍在持续深入^[4]。

2 光合作用概念的演化过程

在光合作用(photosynthesis)这个名词出现之前,人们使用同化作用(assimilation)来表示光合作用所指

将定量定性分析相结合的课堂评价视角聚焦于师生的“问答互动”模式。以此为研究目标,以高中生物学实验课为例进行教研。

1 课前准备与课中观察

选择福建省厦门市一所城市高中,以人教版“探究酵母菌细胞呼吸的方式”为实验案例进行教研。这是一节开放性的实验课,课堂采用探究性实验教学的方法,意在发挥教师的主导作用和学生的主体作用,同时培养学生科学素养。本节课的知识目标是通过探究实验了解酵母菌的细胞呼吸方式,掌握酵母菌细胞呼吸作用的有关代谢产物及检测方法,领悟科学探究的一般步骤和方法。

因此,对授课教师教学设计中的提问增加了提问的数量,并对提问的类型进行分类,以便进行定量观察。为了避免定量观察后数据较零散的弊端,要求观

称的植物生理活动。1893 年,为了与动物同化作用相区别,美国植物学家巴恩斯(Charles R. Barnes, 1858~1910)建议将“植物在光照下并在叶绿素的参与下,通过碳酸合成复杂的碳的化合物”的过程称为 photosyntax 或 photosynthesis(他本人更喜欢前者);在讨论的过程中,美国生态学家麦克米兰(Conway McMillan)认为这一过程应该叫做 photosynthesis。后来在各种文献(包括植物生理学手册、发表的学术文章以及辞典)中开始使用这两个词汇,并且逐渐地 photosynthesis 成了主流^[5]。不产氧的光合细菌、不以二氧化碳作为唯一碳源的光合细菌和光合磷酸化的发现,使得光合作用的概念得到重新定义:光合作用主要是指生物将太阳能转化为细胞体内的化学能的过程。

主要参考文献

- [1]蔡锦曦. 2008. 关于海尔蒙特的疑问. 生物学教学, 33(12): 59~60
- [2]汪子春,田洛,易华. 2009. 世界生物学史. 长春:吉林教育出版社, 204~208
- [3]Govindjee, David Krogmann. 2005. Discoveries in oxygenic photosynthesis (1727~2003): a perspective. Discoveries in Photosynthesis. Netherlands: Springer 63~105
- [4]张青棋. 1996. 光合作用认识史. 安徽大学学报(自然科学版), 20(4): 106~110
- [5]Howard Gest. 2005. History of the word photosynthesis and evolution of its definition. Discoveries in Photosynthesis. Netherlands: Springer 39~42