2-1 光合作用

生物的營養來源

一、自營生物（Autotroph）

定義	可利用簡單的無機物製造自體所需的有機物之生物	
能量來源	光合自營生物	1. 以太陽能為能量來源，將 CO_2 和水合成有機物質 2. 依照氫源可分為： a. 產氧光合作用：$CO_2+H_2O\rightarrow C_6H_{12}O_6+O_2+H_2O$，如綠色植物、藻類、藍綠菌 b. 不產氧光合作用：$CO_2+H_2S\rightarrow C_6H_{12}O_6+S+H_2O$，如綠硫菌、紫硫菌
	化學自營生物	1. 利用氧化無機物時所釋出的能量，將簡單的物質合成有機物。 2. 如硝化細菌（$NH_4^+\rightarrow NO_2^-\rightarrow NO_3^-$）、硫細菌（$H_2S\rightarrow S\rightarrow SO_4^{2-}$）、鐵細菌（$Fe_2^+\rightarrow Fe_3^+$）

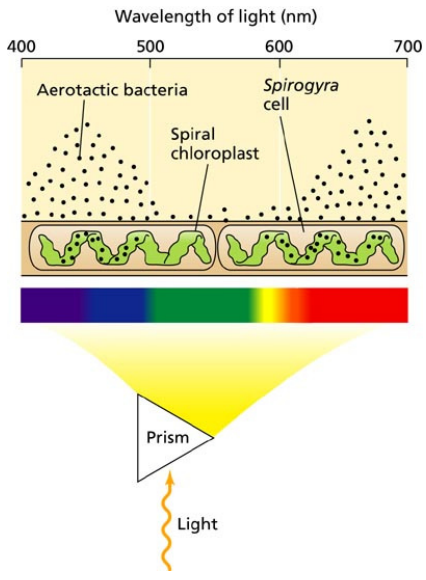
二、異營生物（Heterotroph）

定義	無法自行製造養分，必須以其他生物為食或從環境中取得
方式	掠食、寄生、腐生和共生
實例	多數的細菌、原生生物、菌物和動物

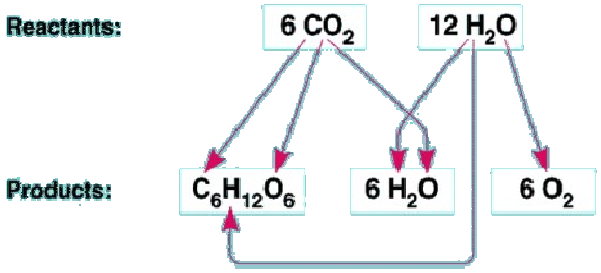
光合作用

一、研究史

1. 1606 年荷蘭霍蒙特（J.B. van Helmont）提出植物生長需要水分。
2. 1699 年英國伍德沃特（J. Woodward）提出植物生長除了水分外仍需要土壤中的特殊物質，如礦物質等。
3. 1774 年英國普里斯特利（J. Priestly）提出鐘罩實驗：將薄荷、蠟燭、小鼠放於密閉的鐘罩內，蠟燭不會熄滅、小鼠不會窒息。
4. 1799 年荷蘭英根豪茨（J. Ingen Housz）提出植物只有在光照時且僅有綠色部份可放出氧氣。
5. 1883 年德國植物生理學家英格曼（T. W. Engelmann）發現以紫光、藍光與紅光進行光合作用的效率較高。其步驟如下：
   a. 將水綿（絲狀綠藻）培養在含有好氧性細菌的水中。
   b. 利用三稜鏡分開可見光波照射水綿。
   c. 好氧性細菌多聚集於紫光、藍光與紅光照射的部位。



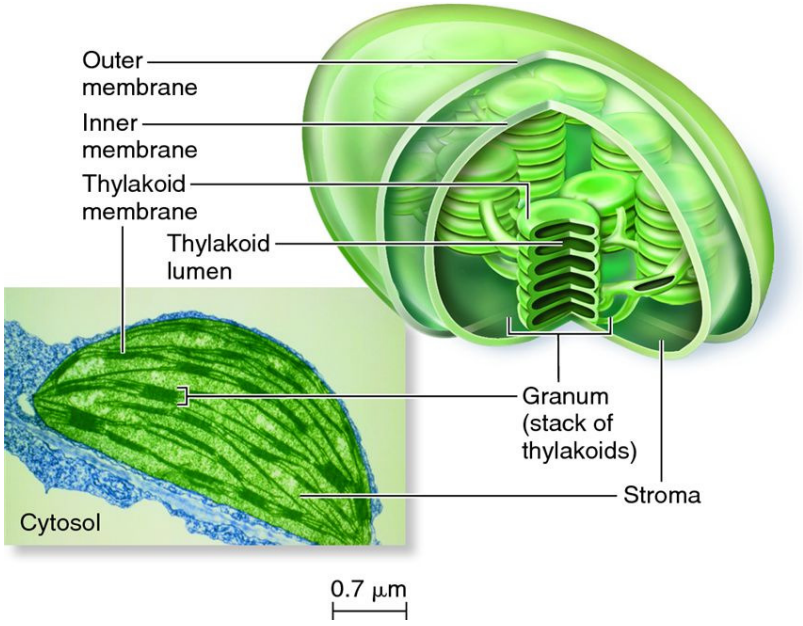
6. 1931 年凡尼爾（C. B. Van Niel）比較不同生物的光合作用而提出光合作用的通式：$CO_2 + 2H_2A \rightarrow (CH_2O)_n + 2A + H_2O$。
7. 1940 年美國魯賓（S. Ruben）與卡門（M. D. Kamen）利用氧的同位素標記而發現光合作用釋出的氧氣來自於水。



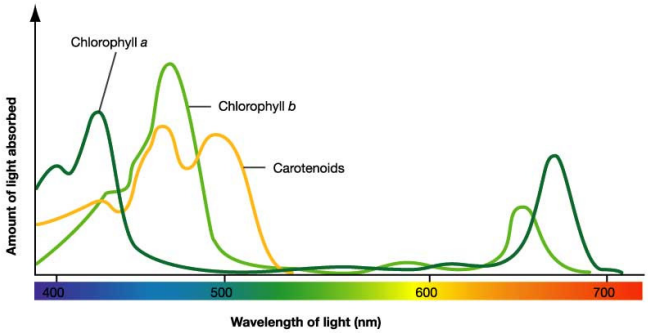
二、葉綠體

1. 結構

構造	特徵與功能
內、外膜	平滑，具保護功能
基質	1. 位於內膜以內 2. 含有葉綠體 DNA、核糖體及碳反應所需的酵素
類囊體	1. 位於基質內的第三層膜狀構造 2. 由類囊體膜包圍，膜上具有光合色素，可進行光反應。膜上也可進行電子傳遞鏈，並具有 ATP 合成酶 3. 內部為類囊體腔
葉綠餅	1. 類囊體堆疊形成 2. 葉綠餅之間可以薄管狀構造相連

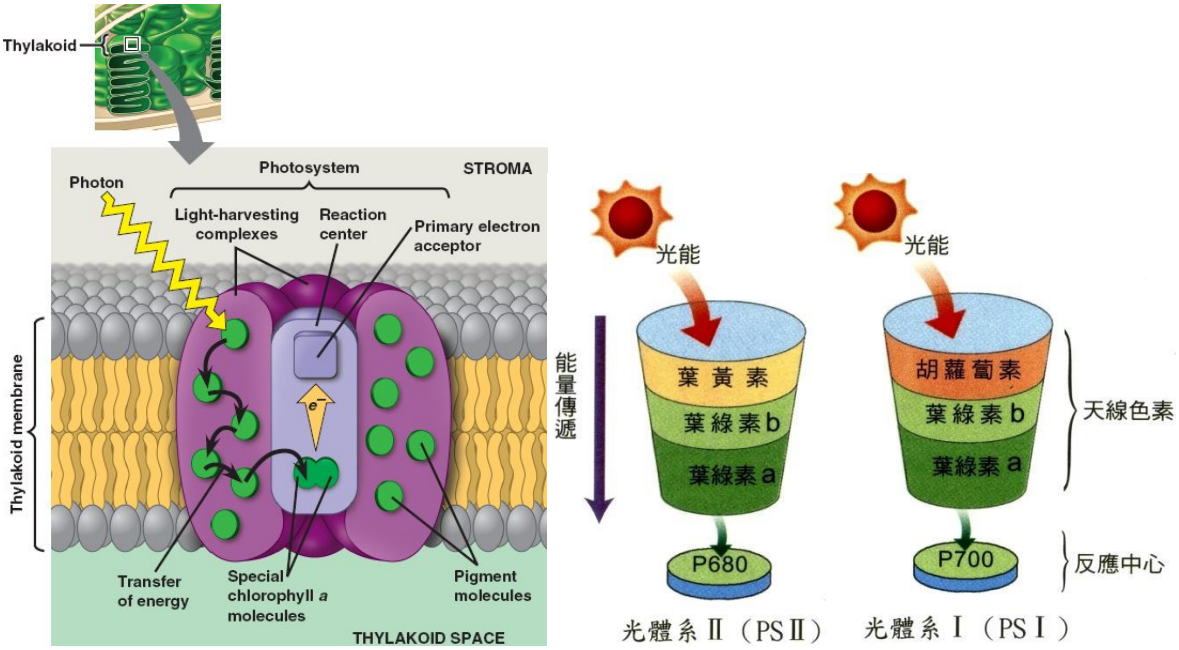


2. 光合色素（photosynthetic pigment）
   a. 可吸收太陽輻射能的色素，包含葉綠素（葉綠素 a、葉綠素 b）及類胡蘿蔔素（胡蘿蔔素、葉黃素）。
   b. 位於葉綠體類囊體膜上，皆為脂溶性分子。
   c. 色素分子可吸收太陽輻射能後，從原本低能階的還原型基態，放出電子成為高能階的氧化型激發態。



3. 光系統（photosystem）
   a. 光合色素與蛋白質共同組成，每一個光系統約由 200～300 個光合色素構成。
   b. 光系統種類：

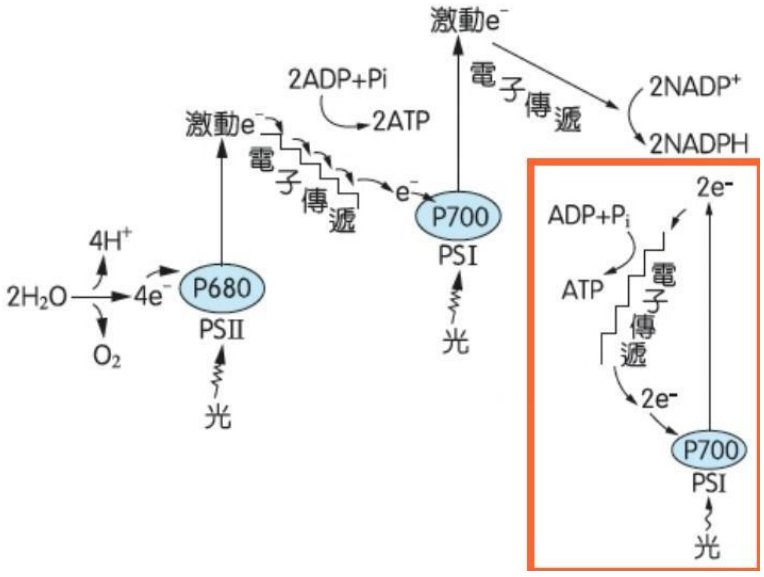
	光系統 I	光系統 II
反應中心	P700	P680
天線色素	葉綠素 a、葉綠素 b 胡蘿蔔素	葉綠素 a、葉綠素 b 葉黃素



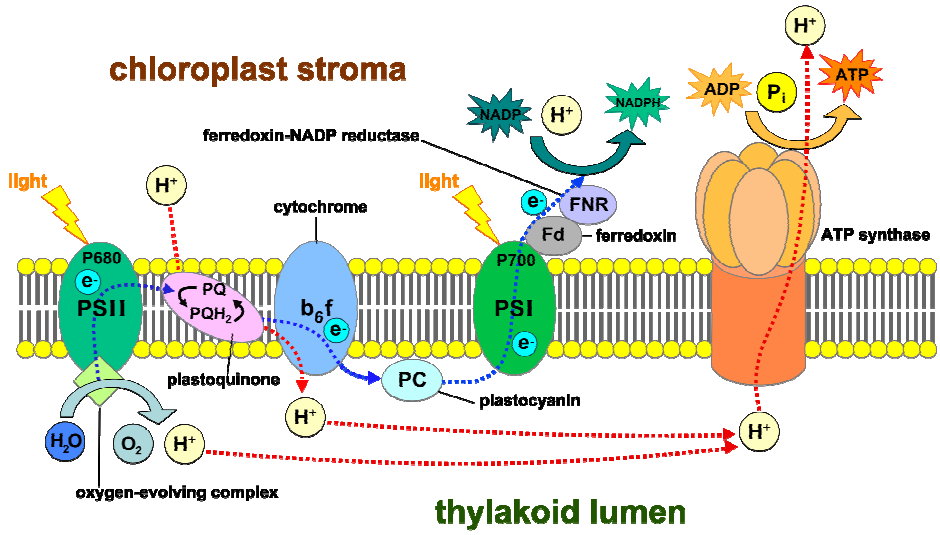
三、光反應（Light reactions）

1. 光系統的光合色素吸收光能，將能量傳給反應中心，使其被激發為不穩定態，並釋出高能電子進入類囊體膜上的電子傳遞鏈。
2. 電子傳遞鏈（Electron transport chain，ETC）
   a. 類囊體膜上具有一系列對電子親和力不同的電子載體，電子經過載體後將能量釋出的過程。
   b. 種類：
      (1) 非循環式電子傳遞鏈：PSII 的反應中心受光激發後，電子經電子傳遞鏈由 PSI 接收，最終電子由氧化性輔酶 $NADP^+$ 接受並合成 NADPH。PSII 失去的電子經光裂解作用補充。
      →光裂解反應：$H_2O \rightarrow \frac{1}{2}O_2 + 2H^+ + 2e^-$
      ※電子傳遞順序：水→P680→電子傳遞鏈→P700→電子傳遞鏈→$NADP^+$
      (2) 循環式電子傳遞鏈：PSI 的反應中心受光激發後，電子經電子傳遞鏈後回到 PSI 的反應中心。
      ※電子傳遞順序：P700→電子傳遞鏈→P700
   c. 兩種電子傳遞鏈比較

	循環式電子傳遞鏈	非循環式電子傳遞鏈
參與的光系統	PSI	PSI、PSII
光裂解作用	無	有
產物	6ATP	12ATP、12NADPH、$6O_2$



3. ATP 的形成
   a. 電子傳遞鏈釋出的能量將質子（H^+）運輸至類囊體腔中，使類囊體內外產生質子濃度梯度。
   b. 質子順濃度梯度由類囊體腔移動至基質時，所通過的質子通道蛋白會帶動相連的 ATP 合成酶，將 ADP 合成為 ATP。
   c. 此過程稱為化學滲透磷酸化（光合磷酸化）。



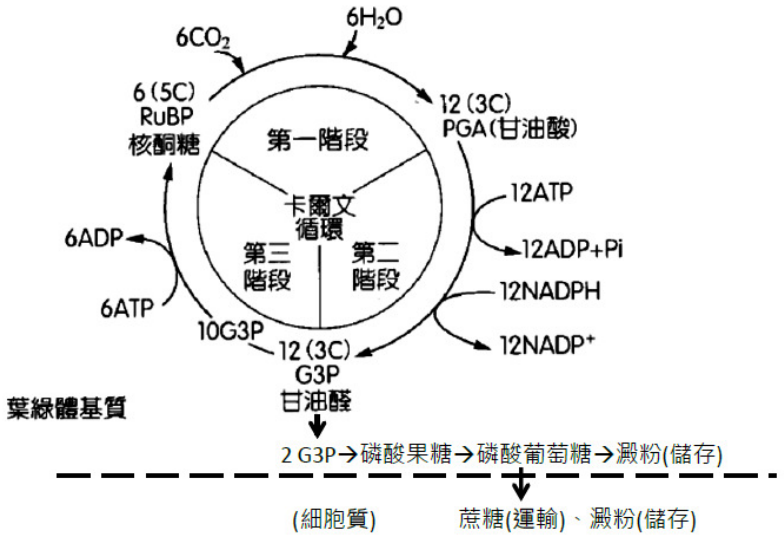
四、碳反應（Carbon reactions）

1. 特徵：
   a. 1950 年代美國植物生理學家卡爾文（Melvin Ellis Calvin）發現，故又稱卡爾文循環（Calvin cycle）。
      →卡爾文因此獲得 1961 年的諾貝爾化學獎
   b. 發生於葉綠體基質中。
   c. 利用光反應產生的 ATP 及 NADPH 作為能量來源，固定二氧化碳合成單醣。
2. 三碳循環（C_3 cycle）
   a. 固碳的第一個產物為三碳化合物。
   b. 步驟：
      (1)固碳/羧化（carboxylation）二磷酸核酮醣羧化酶

      Rubisco
      6RuBP（二磷酸核酮醣）＋$6CO_2$→→→→→12PGA（磷酸甘油酸）
      (2)還原（reduction）

      12ATP、12NADPH
      12PGA→→→→→→→12G3P/PGAL（磷酸甘油醛）
      1/6 形成磷酸果糖/磷酸葡萄糖
      5/6 再生形成 RuBP
      (3)再生（regeneration）

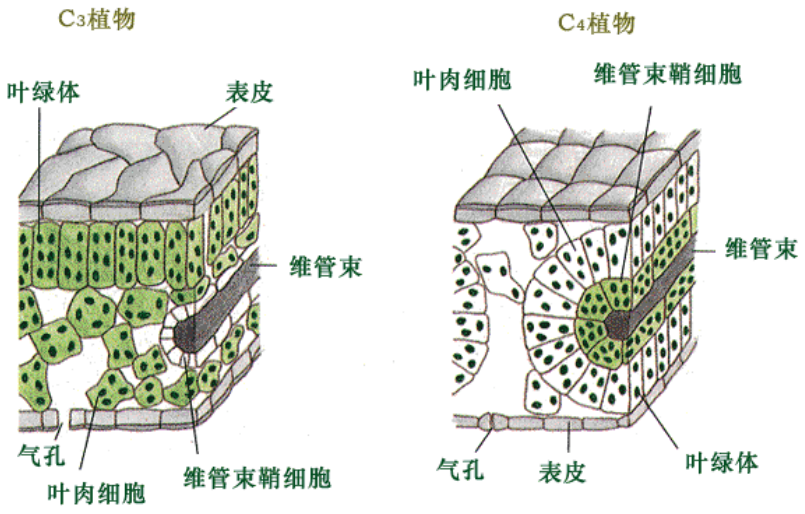
      6ATP
      10G3P→→6RuBP
      合成醣類的碳皆來自於二氧化碳
      反應前後的 RuBP 量不變
   c. 合成一分子六碳糖需消耗 $12CO_2$、18ATP、12NADHP。
   d. 碳反應的部份酵素受光活化，故碳反應也需要光照才可進行。



3. 四碳循環（C_4 cycle）
   a. 固碳的第一個產物為四碳化合物。
   b. 發生於生長於亞熱帶及熱帶地區，高溫且較缺水環境的植物。
      →白天高溫時植物氣孔部份關閉，造成 CO_2 不足，易產生光呼吸現象
      →如甘蔗、玉米、高粱等植物
   c. 步驟：
      (1) 二氧化碳在葉肉細胞中固定為四碳化合物。

      CO_2＋PEP（磷酸烯醇丙酮酸/3C）$\xrightarrow{\text{PEP 羧化酶}}$OAA（草醋酸/4C）→Malic acid（蘋果酸/4C）

      (2) 四碳化合物送入維管束鞘細胞後分解釋出 CO_2，進入卡氏循環。
   d. 固碳分為兩步驟可使維管束鞘細胞累積四碳化合物，而使二氧化碳濃度提高，以減少光呼吸的發生。



※光呼吸作用（photorespiration）

1. C_3植物在高溫、缺水的環境中容易發生光呼吸作用。
2. 高溫缺水環境→氣孔關閉→細胞內二氧化碳減少，光合作用造成氧氣累積→氧氣與二氧化碳競爭 Rubisco→產生光呼吸作用。
3. 反應式：$RuBP + O_2 \rightarrow PGA +$ 乙醇酸（2C）
4. 結果：RuBP 與二氧化碳結合時可產生 2PGA，且 RuBP 與氧氣結合後無法再生，故光呼吸作用會使光合作用的產量降低。

4. 景天科酸代謝（Crassulacean Acid Metabolism，CAM）
   a. 最早於景天科植物上發現，固碳的第一個產物為四碳化合物。
   b. 發生於生存極缺水地區的植物。
      →白天氣孔關閉，需待晚上進行固碳作用
      →如仙人掌、鳳梨、石蓮等植物
   c. 步驟：
      (1)晚間氣孔開啟，二氧化碳在葉肉細胞中固定為四碳化合物，並儲存於液胞中。
      (2)白天氣孔關閉，四碳化合物分解釋出二氧化碳並進行卡氏循環。
5. 三種固碳方式比較：

	C_3	C_4	CAM
固碳後第一個產物	磷酸甘油酸（PGA，3C）	草醋酸（OAA，4C）	草醋酸（OAA，4C）
氣孔開啟時間	白天	白天（部份關閉）	夜晚
固碳時間	白天	白天	夜晚
固碳發生位置	葉肉	葉肉	葉肉
卡氏循環發生位置	葉肉	維管束鞘細胞	葉肉
生存環境	一般	熱帶及亞熱帶的較缺水環境	極端缺水的沙漠環境

