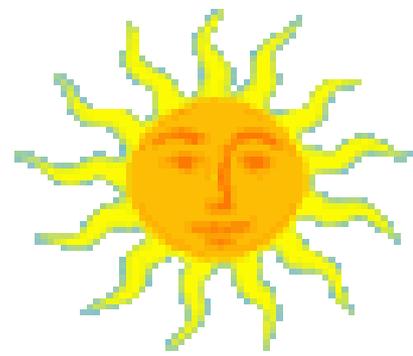


第三章 植物的光合作用



- ❖ 光合作用的重要性
- ❖ 叶绿体及其色素
- ❖ 光合作用过程
- ❖ C_3 、 C_4 、CAM植物的光合特性比较
- ❖ 光呼吸
- ❖ 影响光合作用的因素
- ❖ 植物对光能的利用

光合作用的发现



QQtu.cn

- (1) 十八世纪初期前，人们相信植物营养来自土壤
- (2) 1727年，英 **S . Hales** 将植物干馏，观察到有气体放出，推测植物大部分物质从空气中获得，认为植物的营养一部分来自土壤，一部分来自空气，注意到空气营养。

(3) 1771年，英国化学家J. Priestley第一个用实验的方法证实植物可“净化”空气，即放出O₂。

光合作用发现年

小鼠植物蜡烛实验

(4) 1779年，荷兰Ingenhousz在Priestley的基础上研究提出，植物只有在光下才能“净化”空气。他不仅证实了光合作用的存在，而且也发现了呼吸作用。

光是光合作用的条件



(5) 1782年，瑞士J. Senebier发现：

动物和黑暗中的植物产生的“有害”
气体（即 CO_2 ）可以促进植物在光
下产生“纯净”的空气（即 O_2 ）

—— CO_2 是光合作用原料， O_2 是
光合产物

(6) 1804年，法国Saussure 发现：植物在光合作用中吸收的 CO_2 和释放的 O_2 体积大致相等，而积累的干物质重量则大于 CO_2 和 O_2 的重量之差，他认为这部分重量来自水。

——水也是光合作用原料

(7) 1817年，法国 Pelletier和Carenton分离出绿色物质叶绿素

——叶绿素是光合作用的条件

(8) 1864年，德国J. Sachs观察：只有在光下叶绿体中的淀粉粒才会增大

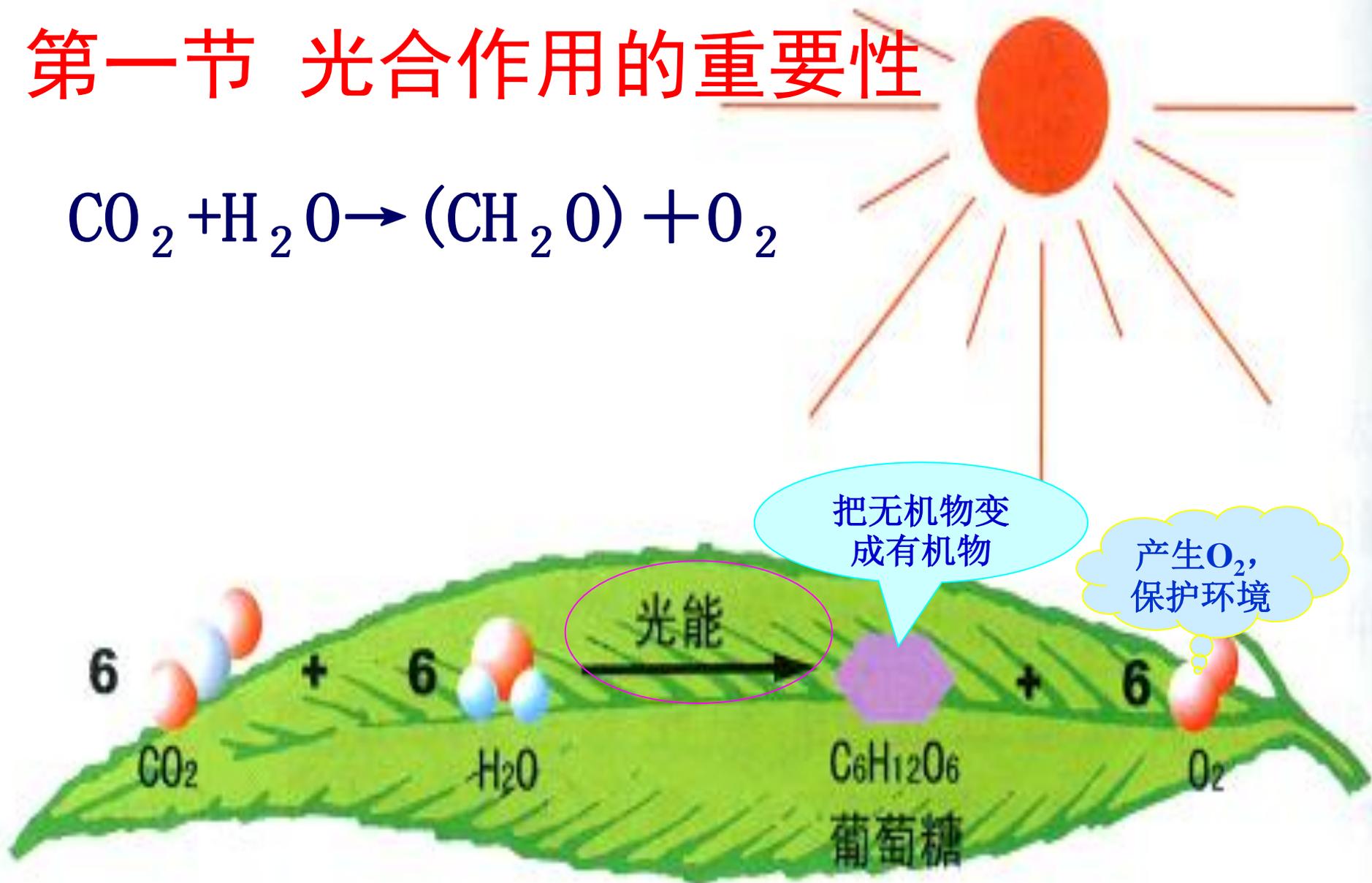
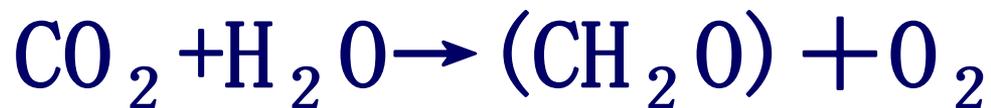
——光合产物除 O_2 外，还有有机物

(9) 十九世纪末~二十世纪初，人们才归纳出整个光合作用的轮廓：原料是 CO_2 和水、条件是光和叶绿素、产物是有机物和 O_2

(10) 二十世纪30年代末，Hill 和 Scarisbrick发现了Hill反应

——光合产物 O_2 来自原料 H_2O

第一节 光合作用的重要性



➤ 把无机物变为有机物

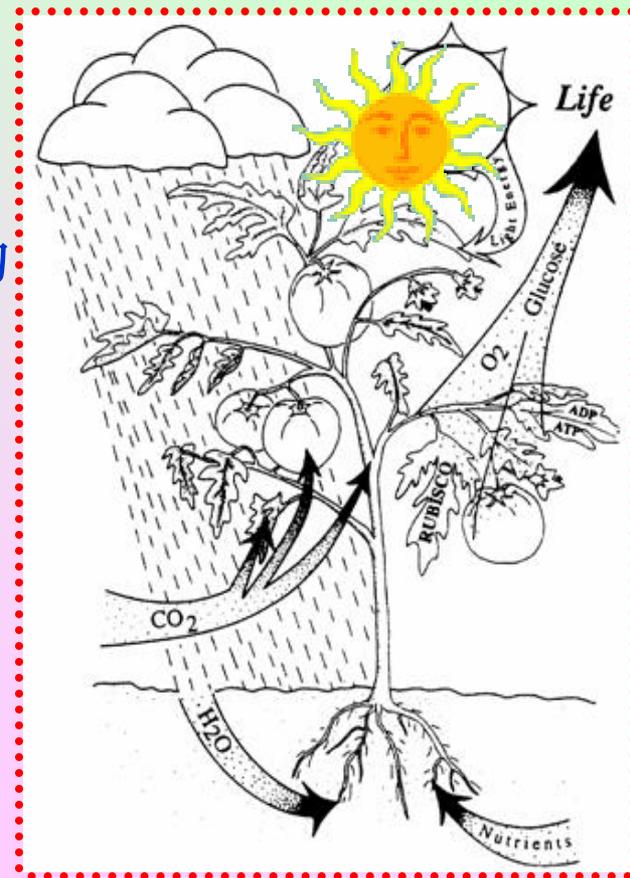
吸收2千亿吨/年 碳素，约合成5千亿吨/年有机物

➤ 把太阳能转变为可贮存的化学能

将 $3.2 \times 10^{21} \text{J/y}$ 的日光能转化为化学能

➤ 环境保护

释放出5.35千亿吨氧气/年 “环保天使”



光合作用是生物界获得能量、食物和氧气的根本途径
光合作用是“地球上最重要的化学反应”

问题：为什么没有光合作用也就没有繁荣的生物世界？

人类面临
五大问题

人口急增
食物不足
资源匮乏
环境恶化
能源缺乏

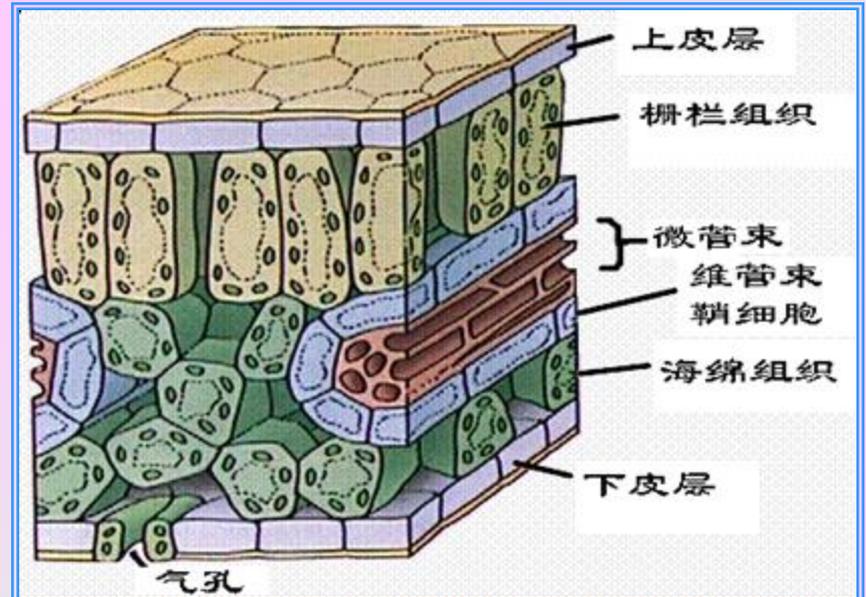
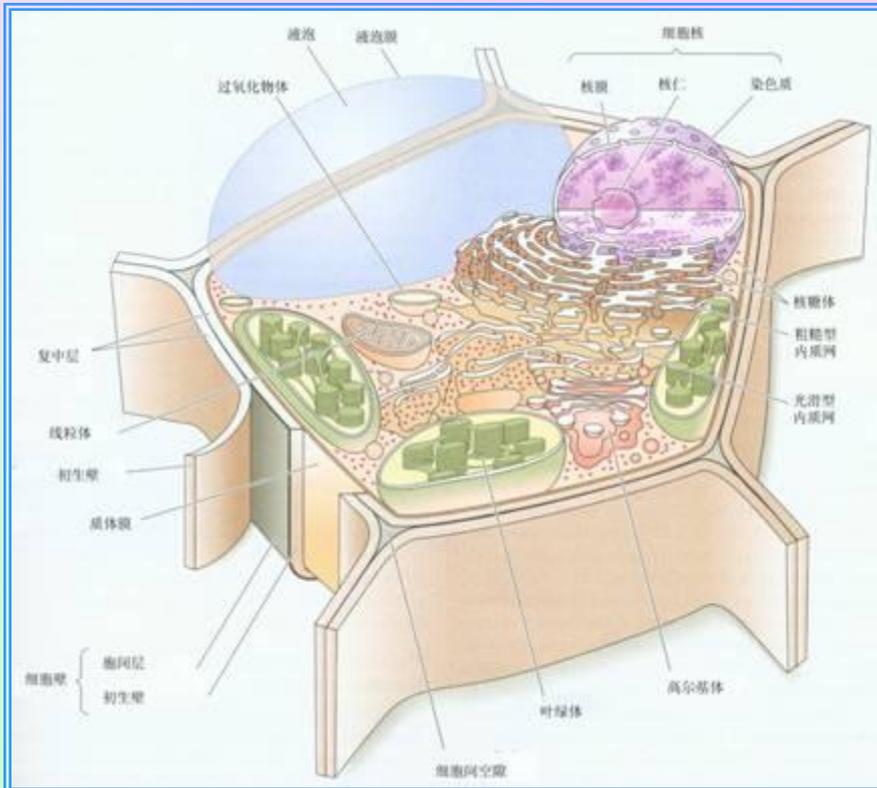
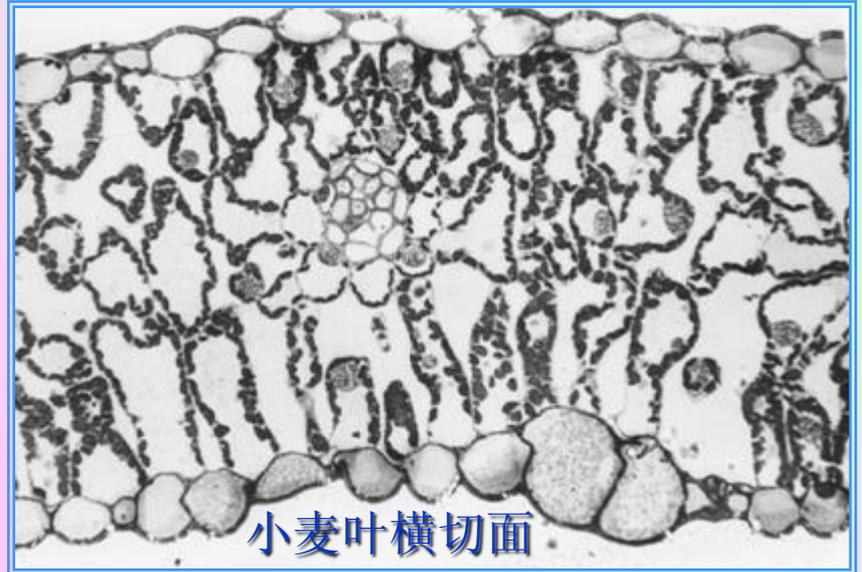
依赖
光合生产



因此深入探讨光合作用的规律，揭示光合作用的机理，使之更好地为人类服务，愈加显得重要和迫切。

第二节 叶绿体及其色素

叶绿体 (chloroplast) 是光合作用最重要的细胞器。分布于叶肉细胞的细胞质中。



一. 叶绿体的结构和成分

(一) 叶绿体的结构

叶绿体

被膜：外膜：非选择性

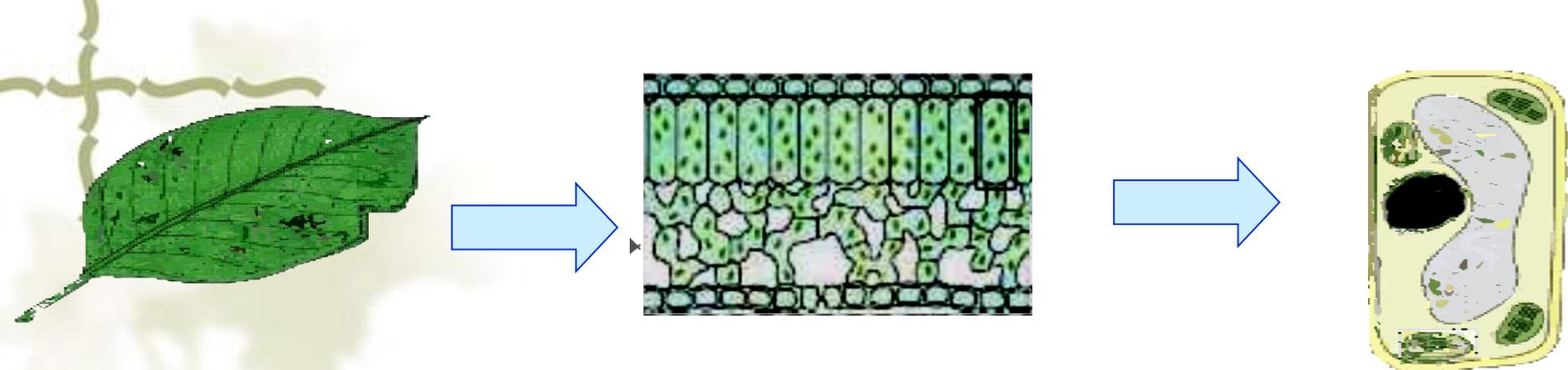
内膜：选择性，控制物质进出，

维持叶绿体内微环境。

基质（间质）：高度流动态，碳同化场所。

基粒（类囊体）：类囊体垛叠，

收集、传递光能，引起光反应。



基质多种酶
Rubisco 约占1/2

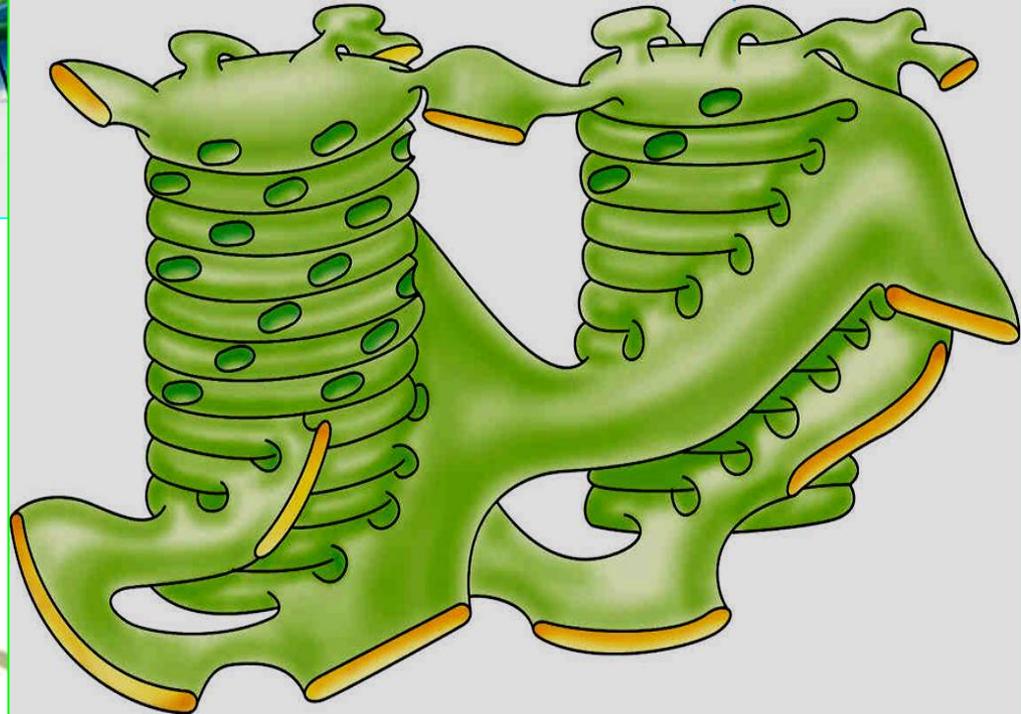
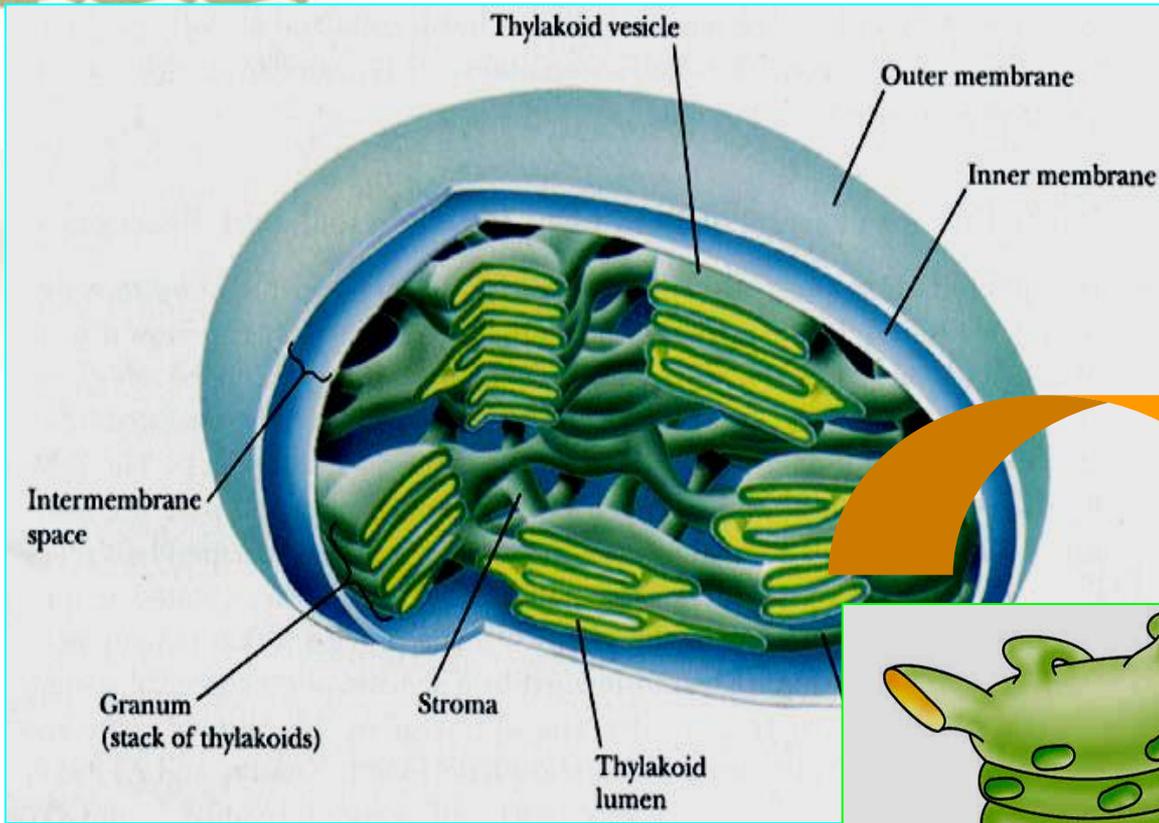


内膜

外膜

类囊体色素和酶
ATP合酶

基粒



➤ 类囊体腔彼此相通，
形成一个完整的三维网
状膜结构。

➤ 类囊体

由单层膜围起的扁平小囊，膜厚度5~7nm，囊腔空间为10nm左右，片层伸展的方向为叶绿体的长轴方向

类囊体分类：

基质类囊体（基质片层）：伸展在基质中彼此不重叠；

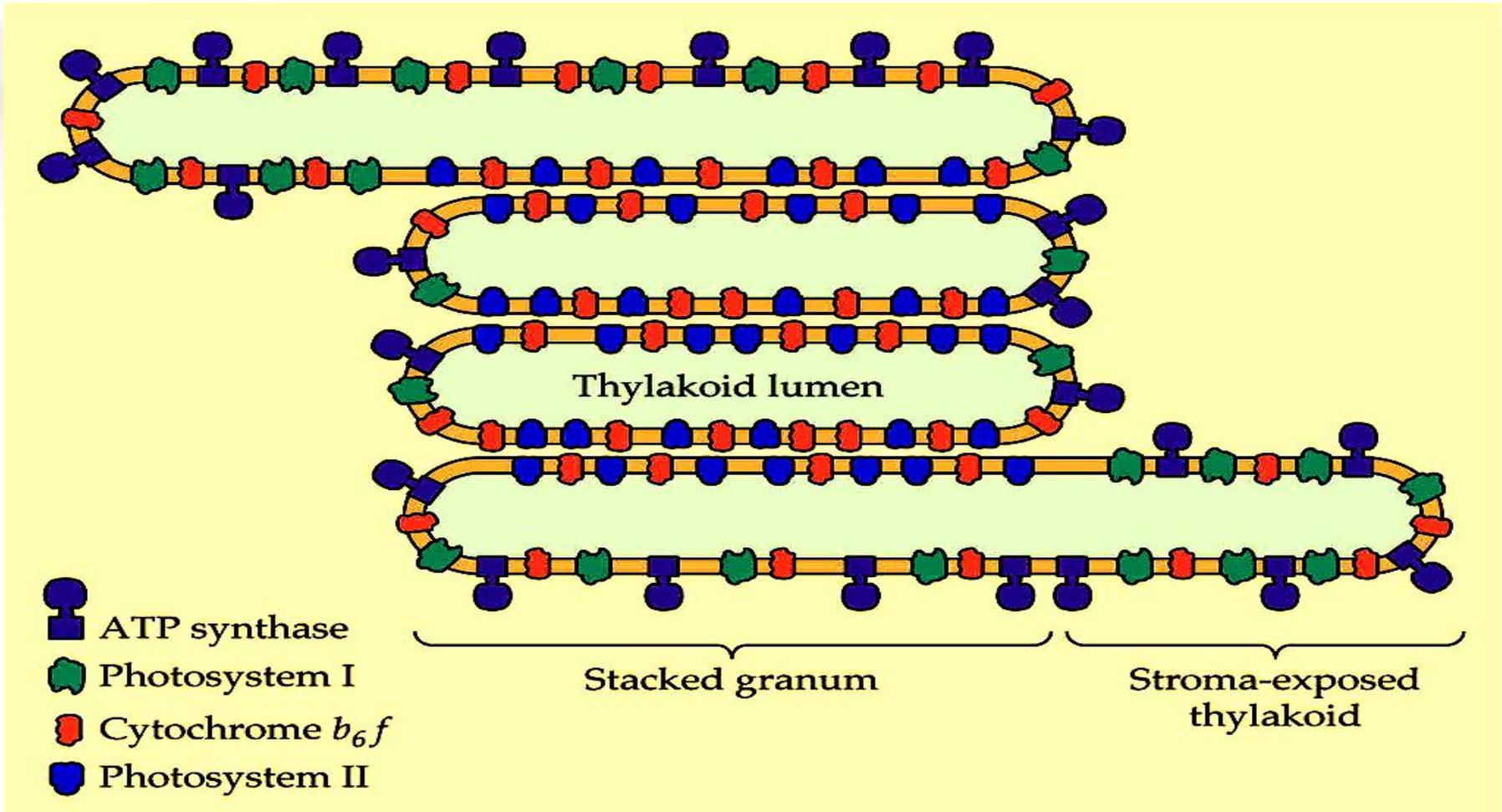
基粒类囊体（基粒片层）：可自身或与基质类囊体重叠，组成基粒。

- **堆叠区** 片层与片层互相接触的部分，
- **非堆叠区** 片层与片层非互相接触的部分。

类囊体片层堆叠的生理意义：

- （1）意味着捕获光能机构高度密集，更有效地收集光能。
- （2）膜系统常是酶排列的支架，堆叠易构成代谢的连接带，使代谢高效地进行。

类囊体膜的成分



➤ 蛋白复合体等在膜上的分布不均匀

(二) 叶绿体的成分

❖ 水分：75%

❖ 干物质：30- 45%

• 蛋白质：催化剂、电子传递

• 脂类：

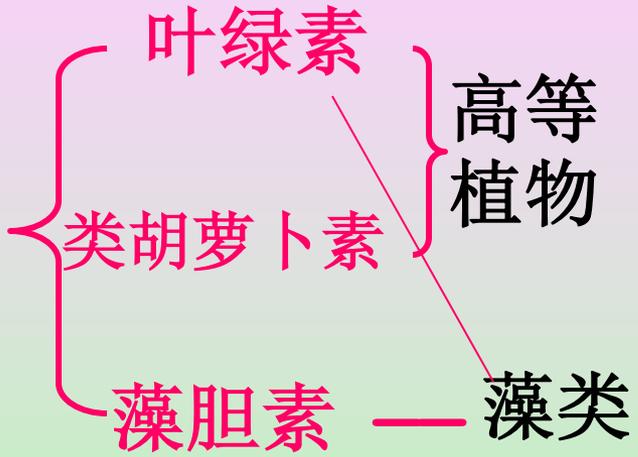
• 色素：起决定性作用

• 无机盐

此外，还含有淀粉、灰分元素、核苷酸等

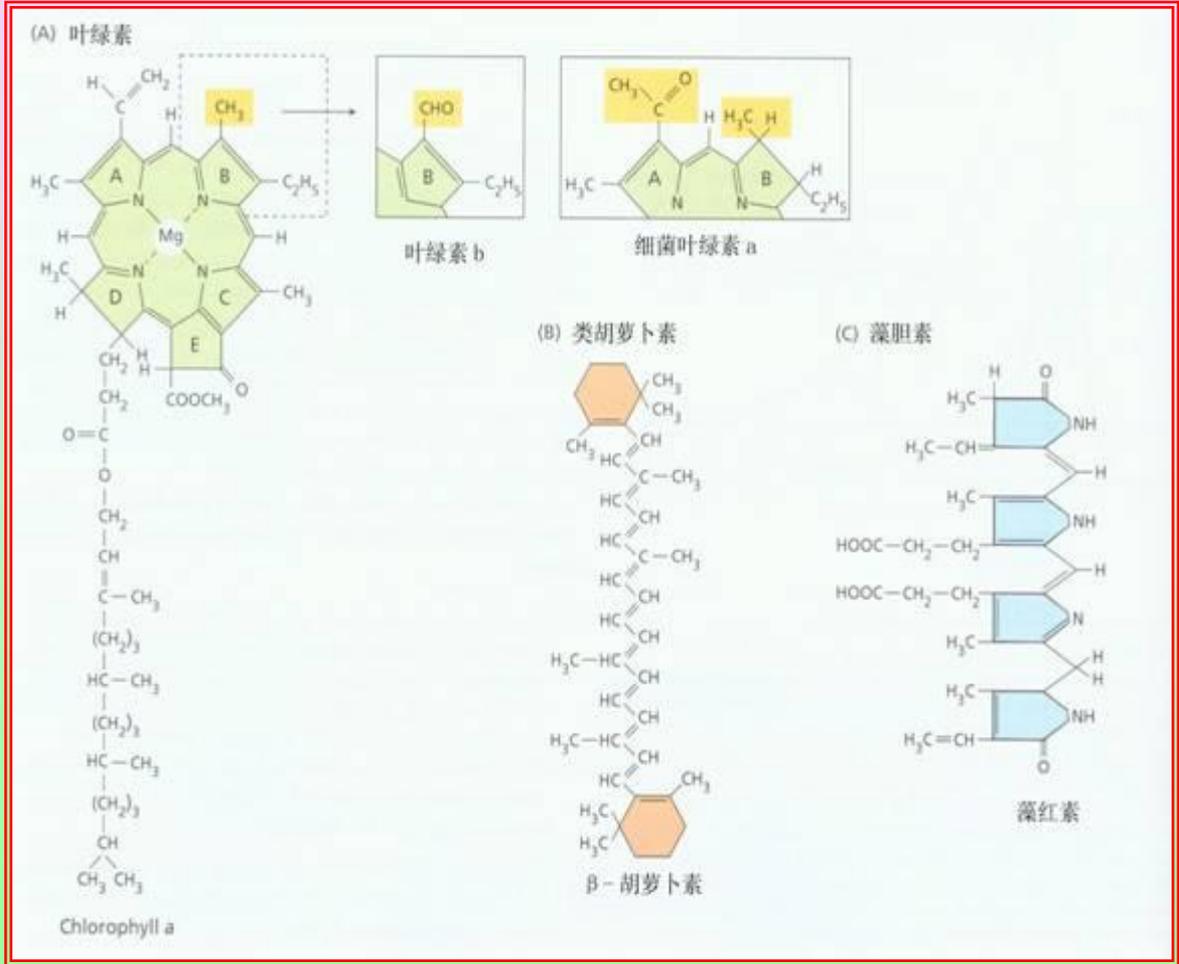
二、光合色素的化学特性

光合色素：指光合作用中吸收光能的色素。



共同特点：

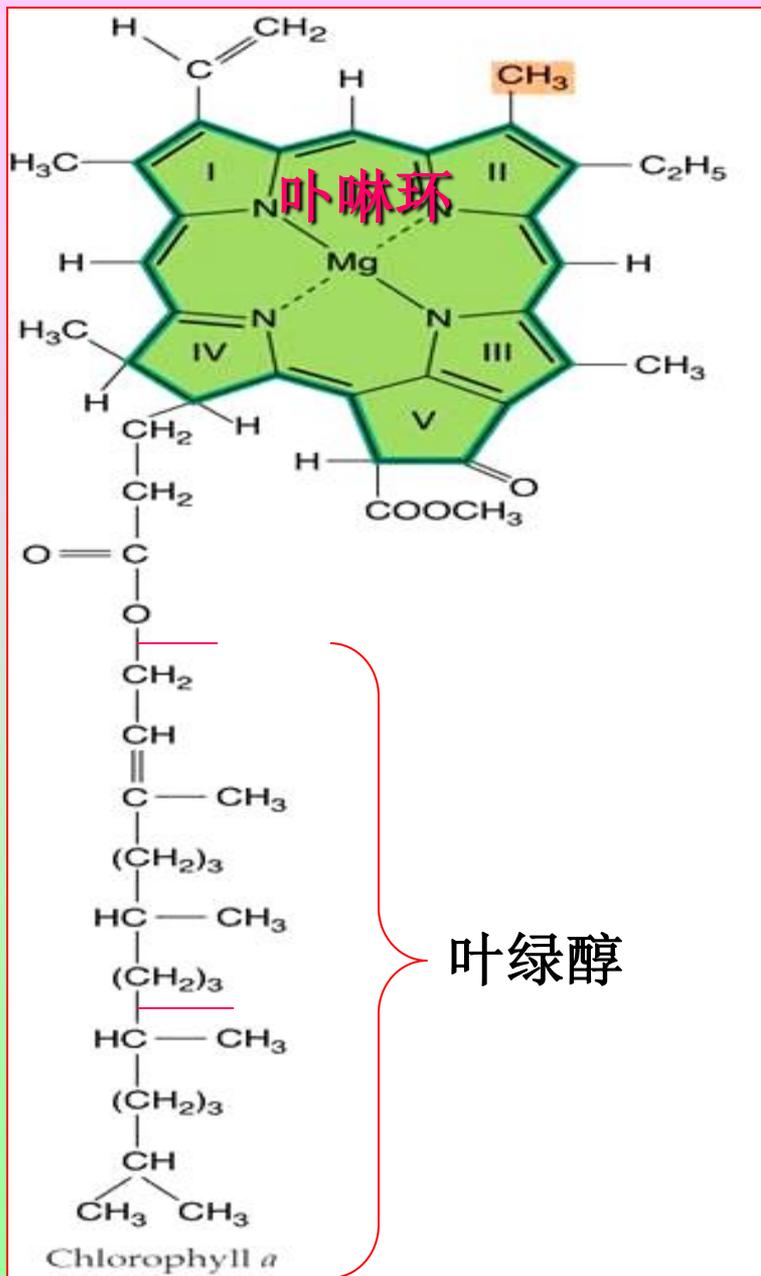
分子内具有许多共轭双键，能捕获光能，捕获光能能在分子间传递。



主要光合色素的结构式

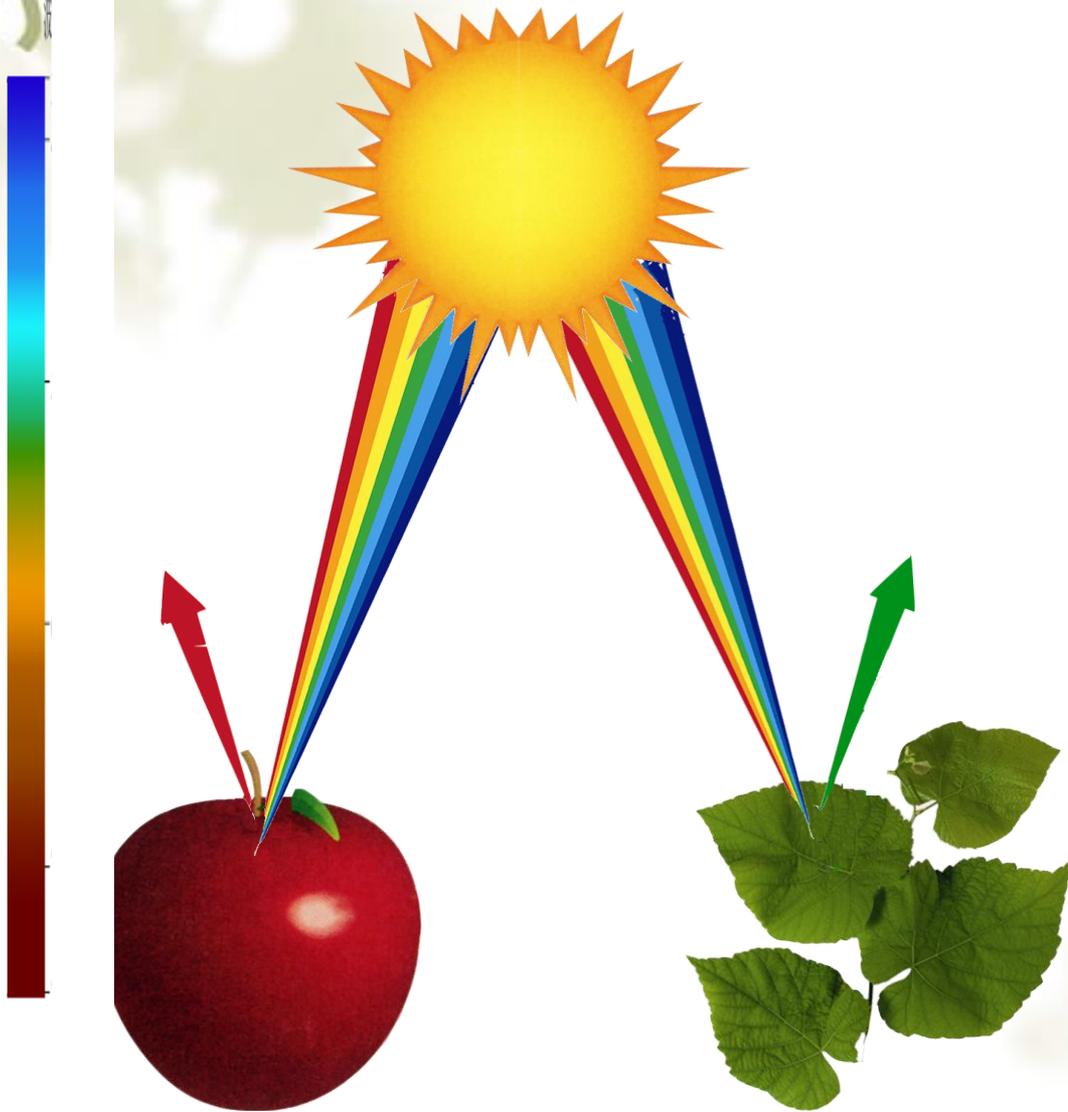
(一) 叶绿素

- ❖ 叶绿素：叶绿素a、叶绿素b
- ❖ 叶绿素结构：含有由中心原子Mg连接四个吡咯环的卟啉环结构和一个使分子具有疏水性的碳氢链
- ❖ 化学性质：脂溶性
- ❖ 卟啉环中的镁可被 H^+ 所置换。当为 H^+ 所置换后，即形成褐色的去镁叶绿素。
- ❖ 去镁叶绿素中的 H^+ 再被 Cu^{2+} 取代，就形成铜代叶绿素，颜色比原来的叶绿素更鲜艳稳定。
- ❖ 根据这一原理可用醋酸铜处理来保存绿色标本。



- 卟啉环的“头部”和叶绿醇(植醇)的“尾巴”。
- 卟啉环的中央络合着一个镁原子，镁偏向带正电荷，与其相联的氮原子带负电荷，因而“头部”有极性。
- 环IV上有一个丙酸侧链以酯键与叶绿醇相结合，叶绿醇是由四个异戊二烯单位所组成的双萜，具有亲脂性。
- 卟啉环上的共轭双键和中央镁原子容易被光激发而引起电子的得失，这决定了叶绿素具有特殊的光化学性质。

❖ 为什么植物的叶片呈现绿色？



光照到物体表面后，该物体又将这种颜色的光反射出来，就是我们所见到的颜色。

对植物而言，除了部分橙光、黄光和大部分绿光被反射外，其他的基本上都被叶绿素分子吸收了，所以植物的叶片呈现绿色。

叶绿素的提取

80%的丙酮；95%乙醇；
丙酮：乙醇：水混合液
(4.5：4.5：1) 提取叶片中的
叶绿素，用于测定叶绿素
含量。

之所以要用含有水的有
机溶剂提取叶绿素，这是因
为叶绿素与蛋白质结合牢，
需经水解作用才能被提出。

提取方法 { 研磨法
浸提法

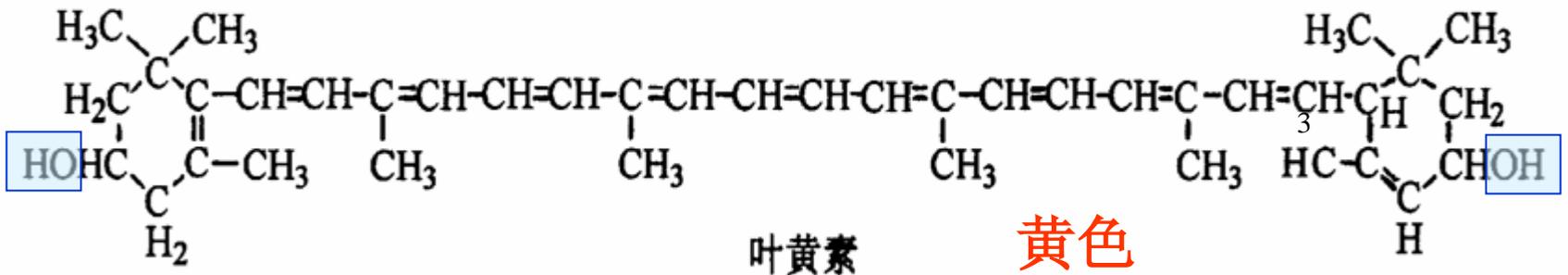
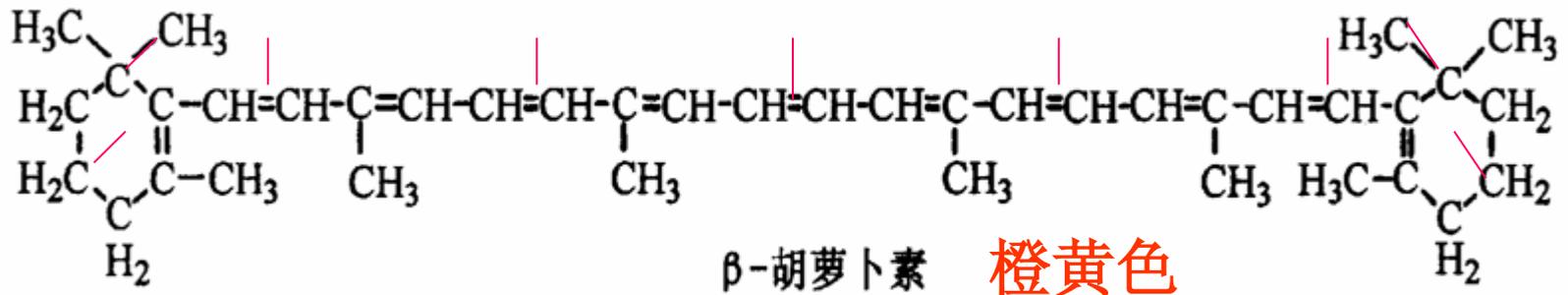
0.1g叶+10ml混合液浸提



研磨法提取
光合色素

(二) 类胡萝卜素(carotenoid)

- 由8个异戊二烯形成的四萜，含有一系列的共轭双键
- 类胡萝卜素：胡萝卜素($C_{40}H_{56}$)、叶黄素($C_{40}H_{56}O_2$)
- 脂溶性



- 类胡萝卜素常和叶绿素共同存在于高等植物叶绿体中。也存在于果实、花冠、花粉等器官的有色体中。
- 一般来说，叶片中叶绿素与类胡萝卜素的比值约为 3 : 1，所以正常的叶子总呈现绿色。秋天或在不良的环境中，叶片中的叶绿素易降解，数量减少，而类胡萝卜素比较稳定，所以叶片呈现黄色。

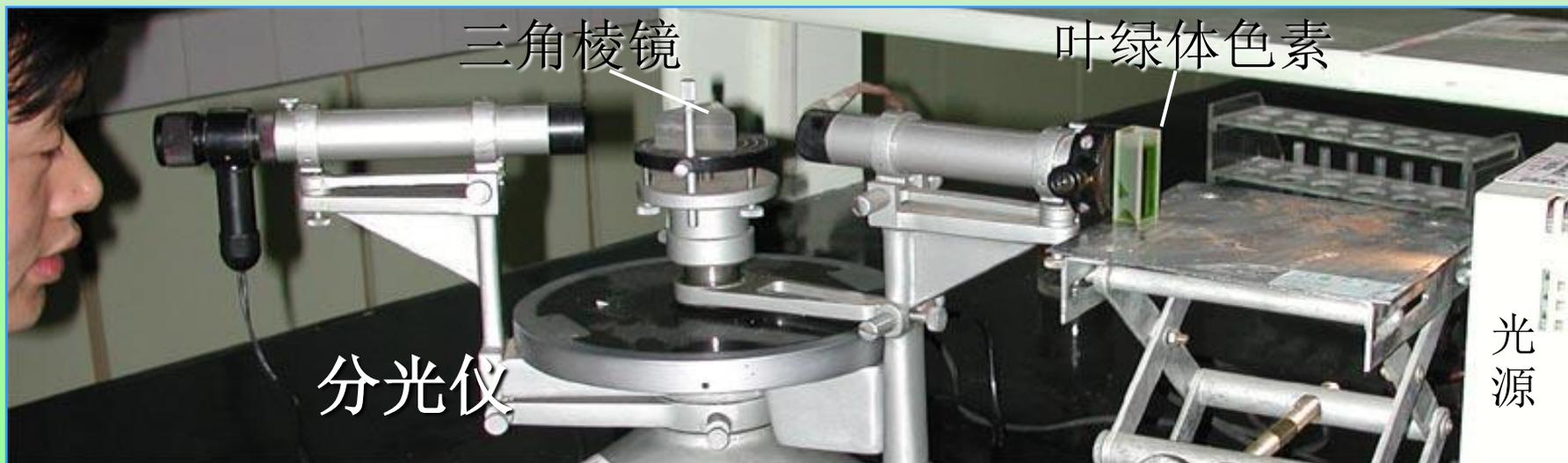
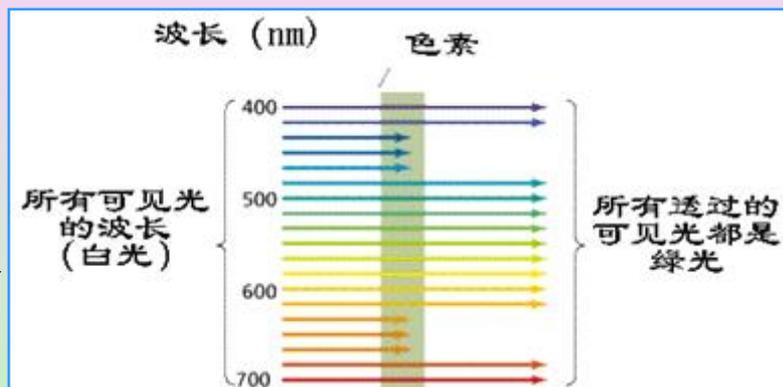
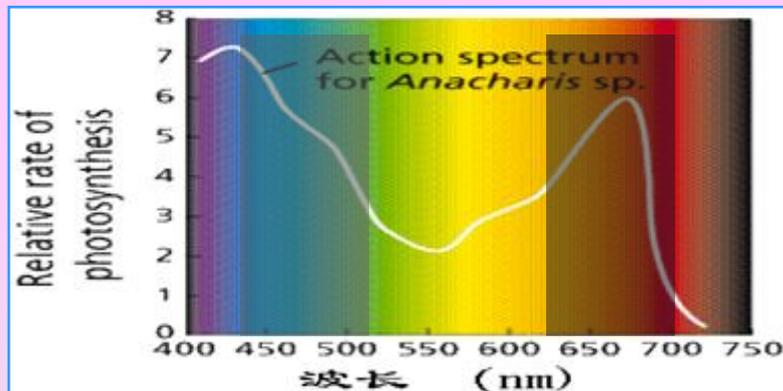
深秋树叶变黄是
叶中叶绿素
降解的缘故



三. 光合色素的光学性质

吸收光谱的观察方法

- (1) **分光仪** 将叶绿体色素放在分光仪的光孔前，观察其色带变化。
- (2) **分光光度计** 观察叶绿体色素的吸收光谱
- (3) **间接法** 借助其它相关实验进行判别



光合色素的光学性质

- ▶ **辐射能量**----光子的能量与波长成反比，不同波长的光子所持的能量不同。

$$E=hc/\lambda$$

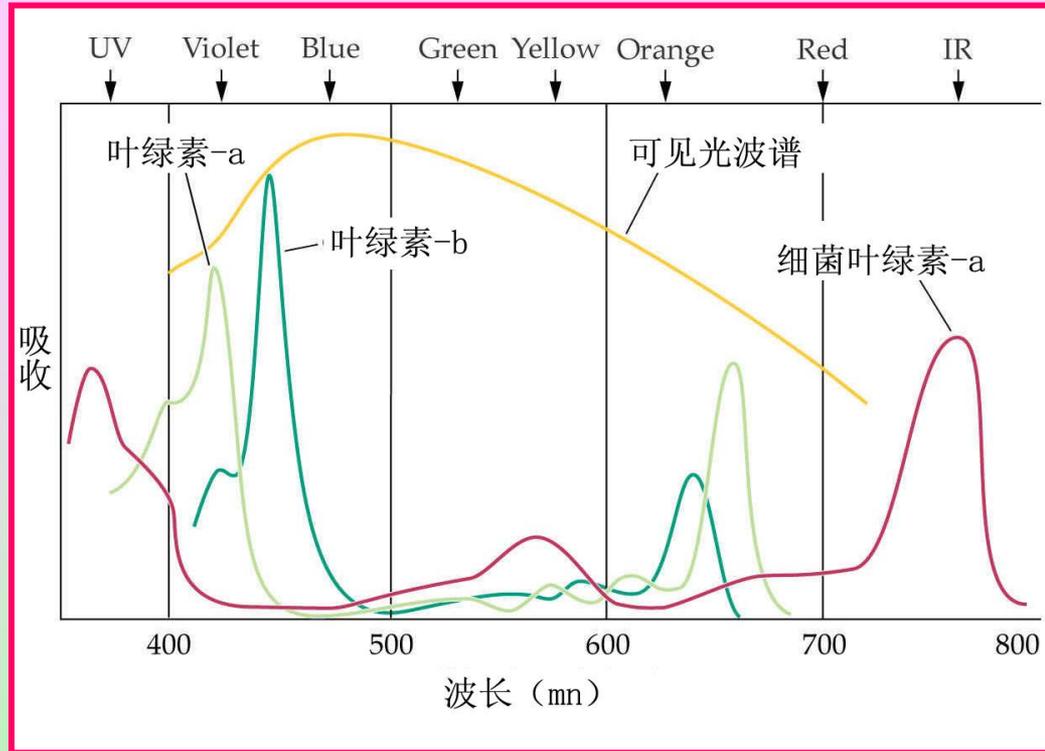
- ▶ **吸收光谱**----叶绿体色素吸收部分光质后，在光谱上出现的暗带。

(一) 两个吸光强区

红光：640~660nm

蓝紫光：430~450nm

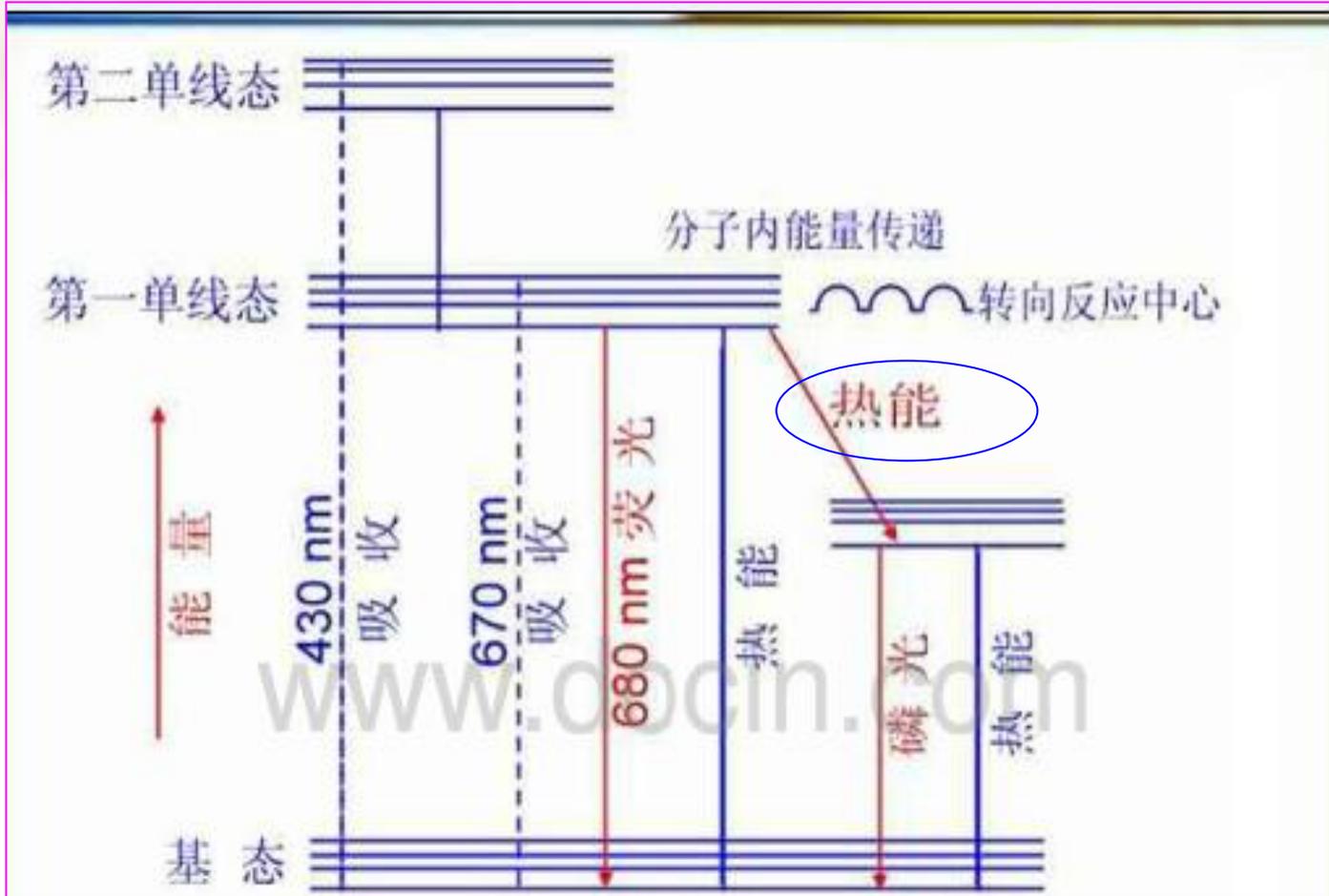
对橙光、黄光吸收较少，
尤以对绿光的吸收最少。



❖ 叶绿素a在红光区的吸收峰比叶绿素b的高，蓝紫光区的吸收峰则比叶绿素b的低。

❖ 阳生植物叶片的叶绿素a/b比值约为3：1，阴生植物的叶绿素a/b比值约为2.3：1。

(二) 激发态



转变途径：
3条

光能形式

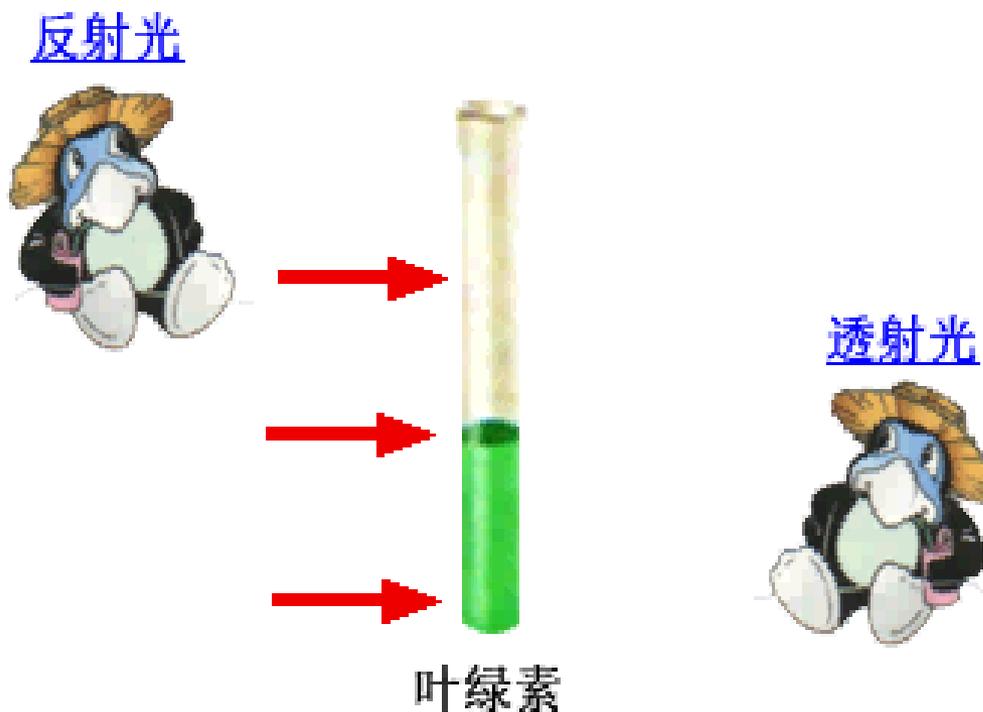
光能传递
至邻近分子

色素分子吸收光后能量转变

荧光现象：叶绿素溶液在透射光下为绿色，在反射光下呈红色。

磷光现象：荧光出现后，立即中断光源，继续辐射出极微弱的红光。

荧光现象 叶绿素在透射光下呈绿色，而在反射光下呈红色。



胡萝卜素、叶黄素、藻胆素都有荧光现象

四. 叶绿素的合成与降解

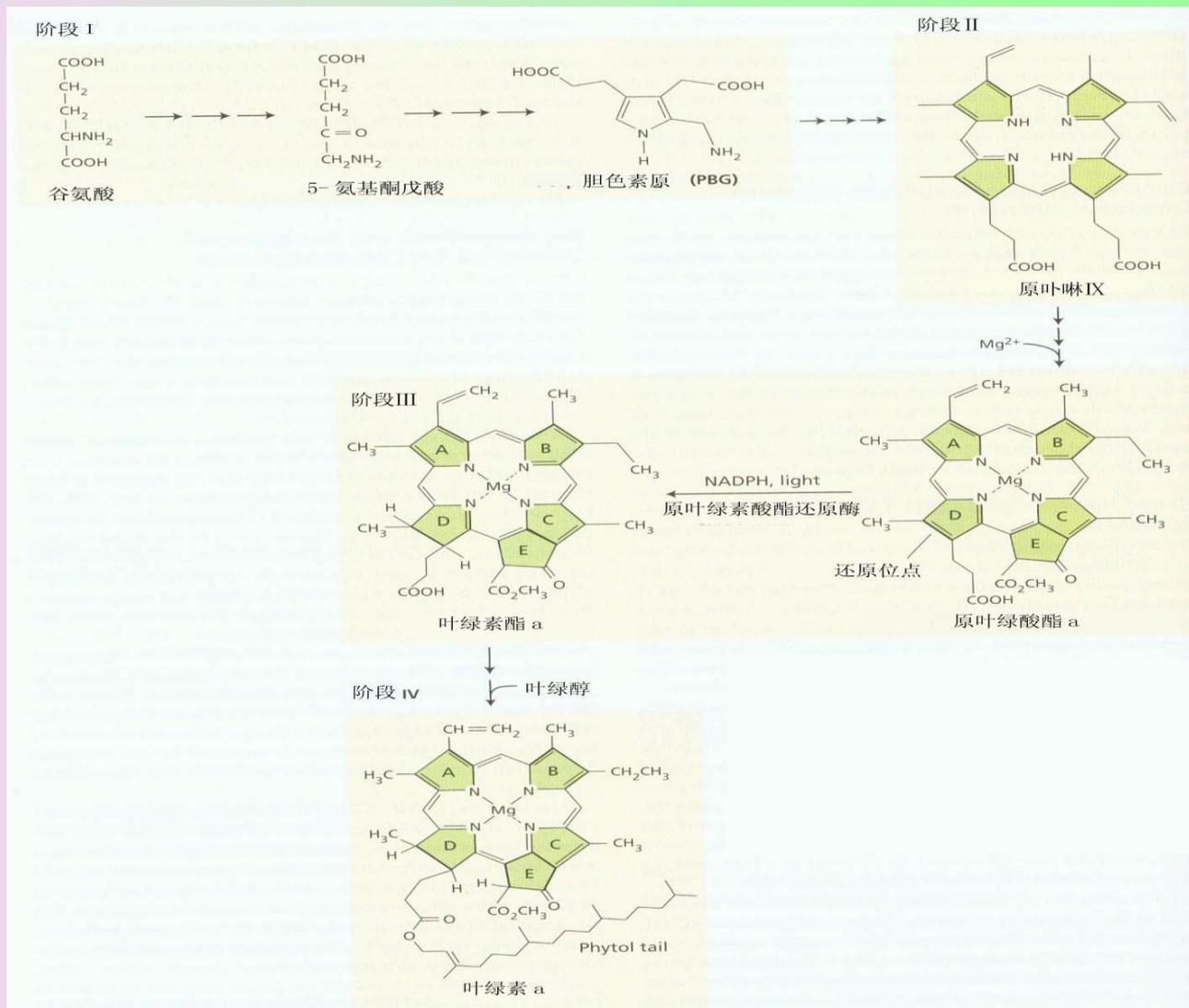
(一) 叶绿素的生物合成

➤ **过程：**谷氨酸和α-酮戊二酸为原料，经一系列酶的催化，形成无色的原叶绿素，然后在光下被还原成叶绿素。

➤ **场所：**前质体或叶绿体；

➤ **步骤：**4阶段；

➤ **条件：**需光



(二) 叶绿素的降解

- ❖ 叶片衰老：**chl_b**在**chl_b**还原酶作用下，变为**chl_a**;
- ❖ **Chl_a**进入叶绿体，在叶绿素酶、脱镁整合酶的作用下，生成脱镁叶绿素**a**；保留卟啉大环
- ❖ 脱镁叶绿素**a**在脱镁叶绿素**a**氧化酶作用下，卟啉环裂解生成无色产物，转入液泡中。

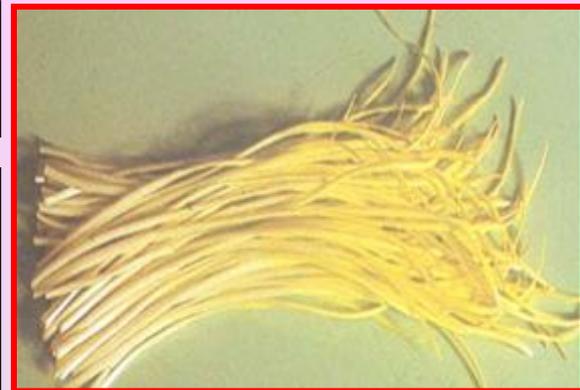
(三) 影响叶绿素形成的条件

1. 光：主要条件

▶ 从原叶绿素酸酯转变为叶绿酸酯需要光，而光过强，叶绿素又会受光氧化而破坏。

▶ 黑暗中生长的幼苗呈黄白色，遮光或埋在土中的茎叶也呈黄白色。这种因缺乏某些条件而影响叶绿素形成，使叶子发黄的现象，称为黄化现象。

▶ 黑暗使植物黄化的原理常被应用于蔬菜生产中，如韭黄、软化药芹、白芦笋、豆芽菜、葱白、蒜白、大白菜等生产。



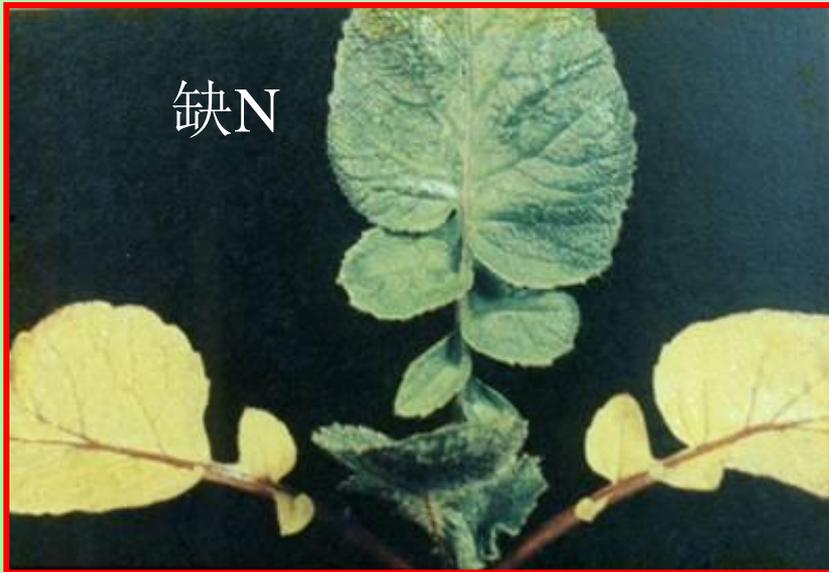
2. 温度

- 叶绿素的生物合成是一系列酶促反应，受温度影响。
- 叶绿素形成的最低温度约 2°C ，最适温度约 30°C ，最高温度约 40°C 。
- 秋天叶子变黄和早春寒潮过后秧苗变白，都与低温抑制叶绿素形成有关。
- 高温下叶绿素分解大于合成，因而夏天绿叶蔬菜存放不到一天就变黄；相反，温度较低时，叶绿素解体慢，这也是低温保鲜的原因之一。

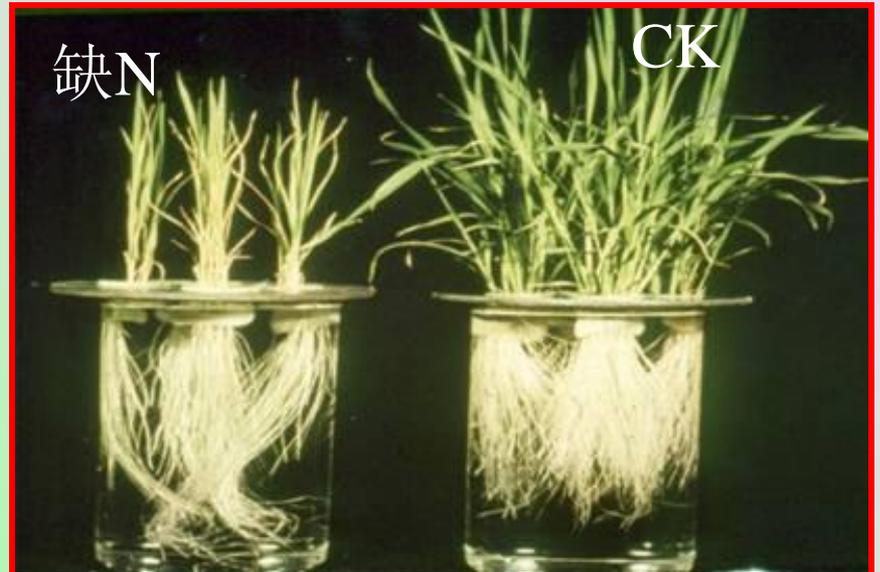


3. 营养元素

- 叶绿素的形成所必需。
- 氮和镁是叶绿素的组成成分，铁、锰、铜、锌等则在叶绿素的生物合成过程中有催化功能或其它间接作用。
- **缺绿症**尤以氮的影响最大，因而叶色的深浅可作为衡量植株体内氮素水平高低的标志。



萝卜缺N的植株老叶发黄



缺N老叶发黄枯死，新叶色淡，生长矮小，根系细长，分枝（蘖）减少。

棉花缺Mg网状脉



苹果缺Fe新叶脉间失绿



黄瓜缺锰叶脉间失绿



柑桔缺Zn小叶症 伴脉间失绿



4. 遗传

➤ 叶绿素的形成受遗传因素控制，如水稻、玉米的白化苗以及花卉中的斑叶均不能合成叶绿素。有些病毒也能引起斑叶。

海棠



吊兰



花叶

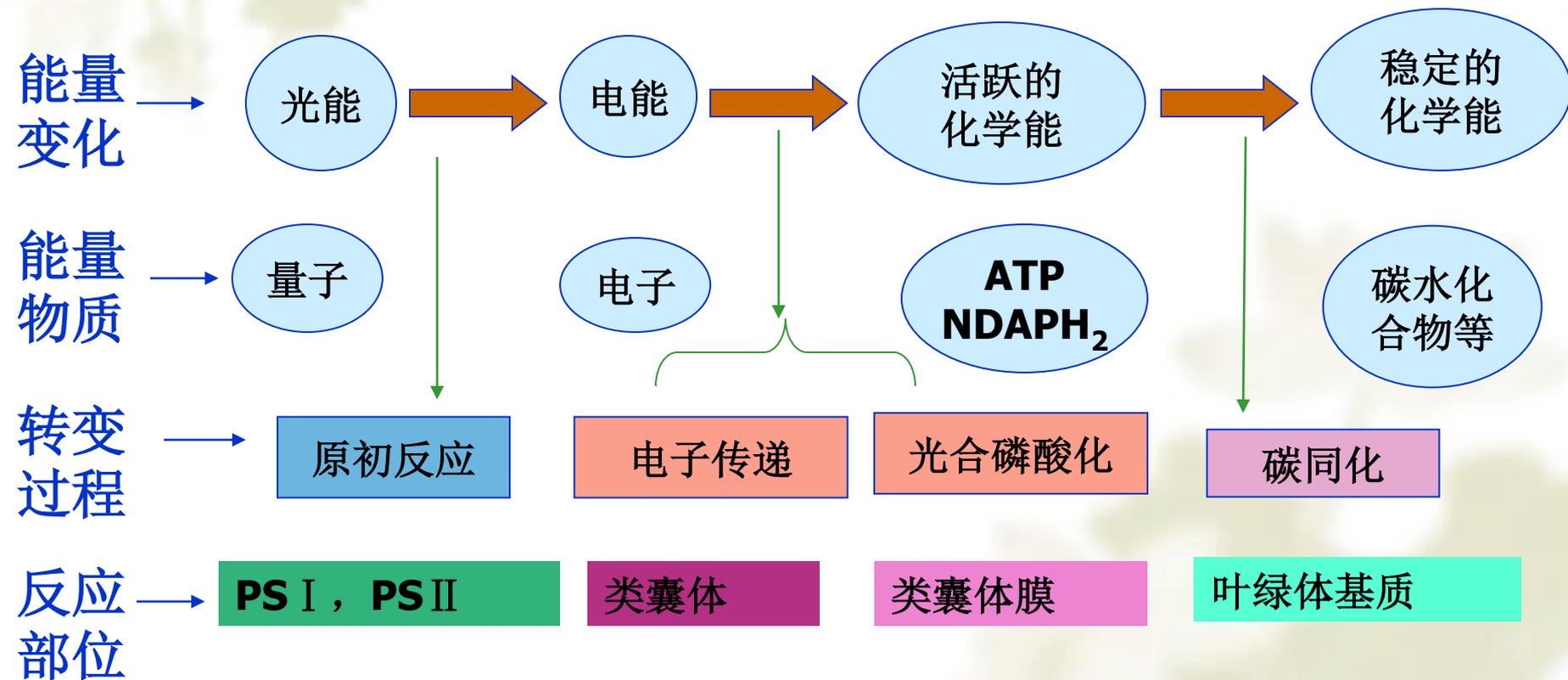
植物体内的叶绿素在代谢过程中不断更新，一方面合成，一方面分解。如环境不适宜，叶绿素的形成就受到影响，而分解过程仍然进行，因而茎叶发黄，光合速率下降。

农业生产中，许多栽培措施如施肥、合理密植等的目的就是促进叶绿素的形成，延缓叶绿素的降解，维持作物叶片绿色，使之更多地吸收光能，用于光合作用，生产更多的有机物。



第三节 光合作用过程

❖ 由一系列复杂的光化学步骤和物质转变过程组成

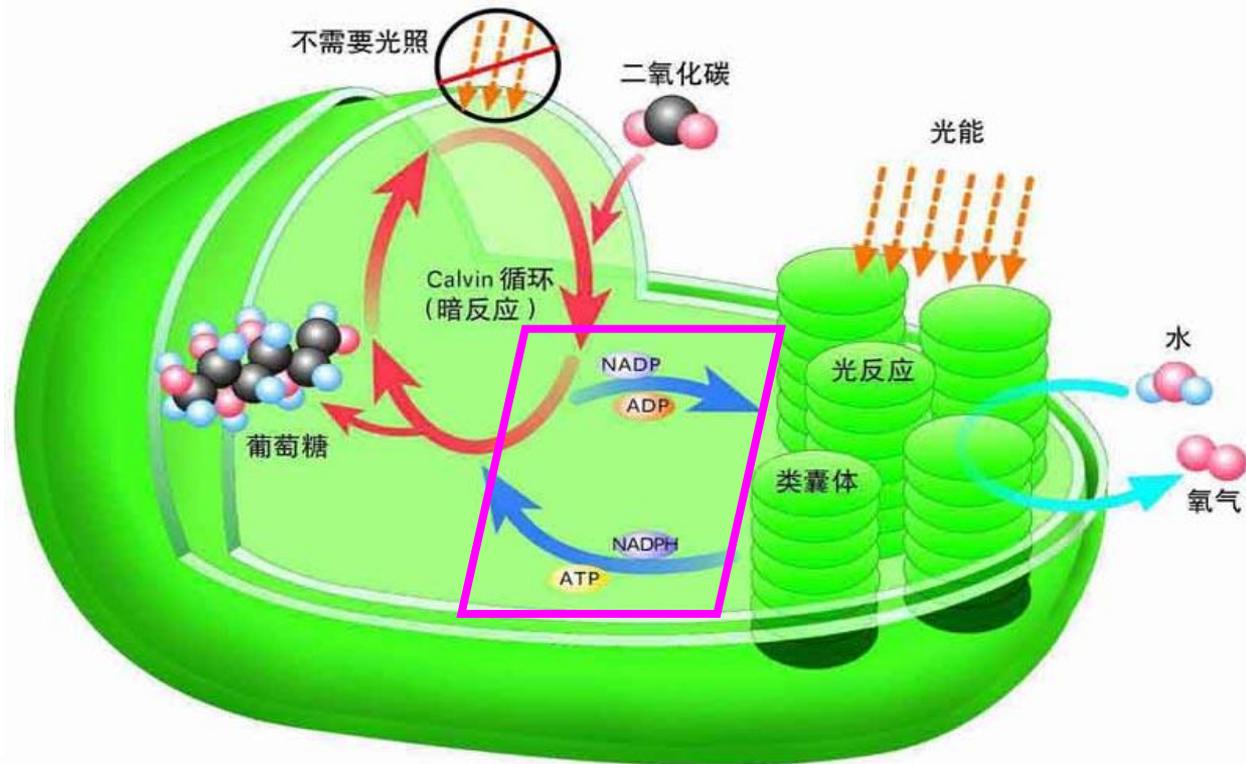


光能的吸收

光能的传递

光能的转化

两个反应：光反应、
暗反应（碳反应）



光合作用过程



原初反应



电子传递与光合磷酸化



碳同化

一. 原初反应 primary reaction

➤ 原初反应是光合作用中光能转变成化学能的起始过程。包括色素分子对光能的吸收、传递和转换过程。

光合单位=聚光色素系统+反应中心

➤ 反应中心是植物吸收光能进行原初化学反应的场所

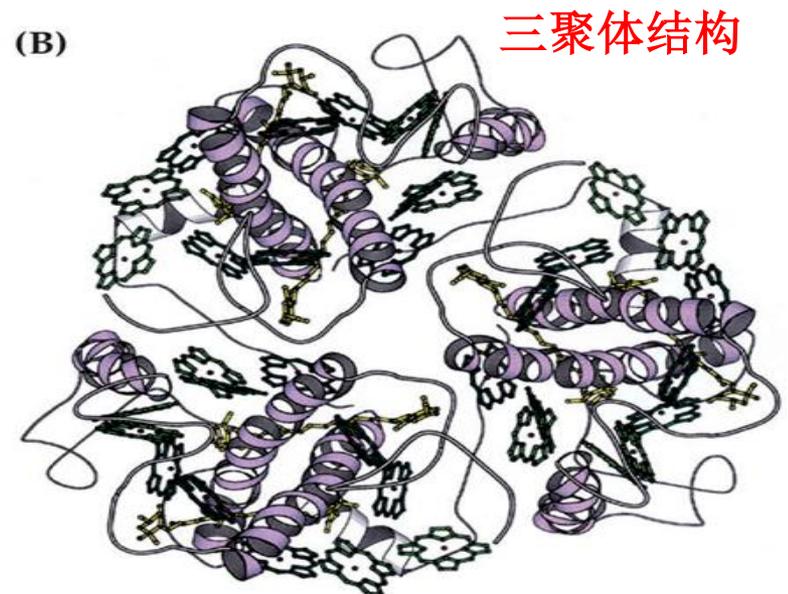
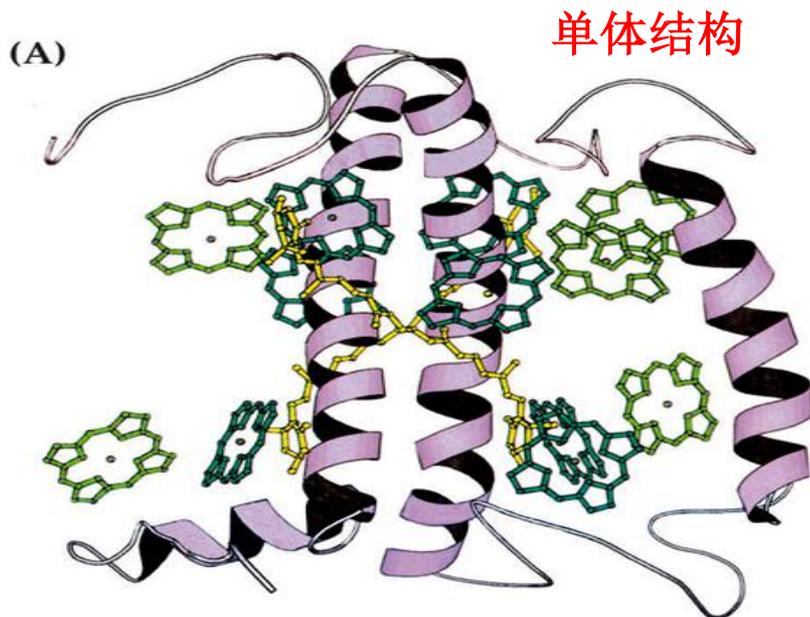
• 原初电子供体 (primary electron donor, D)

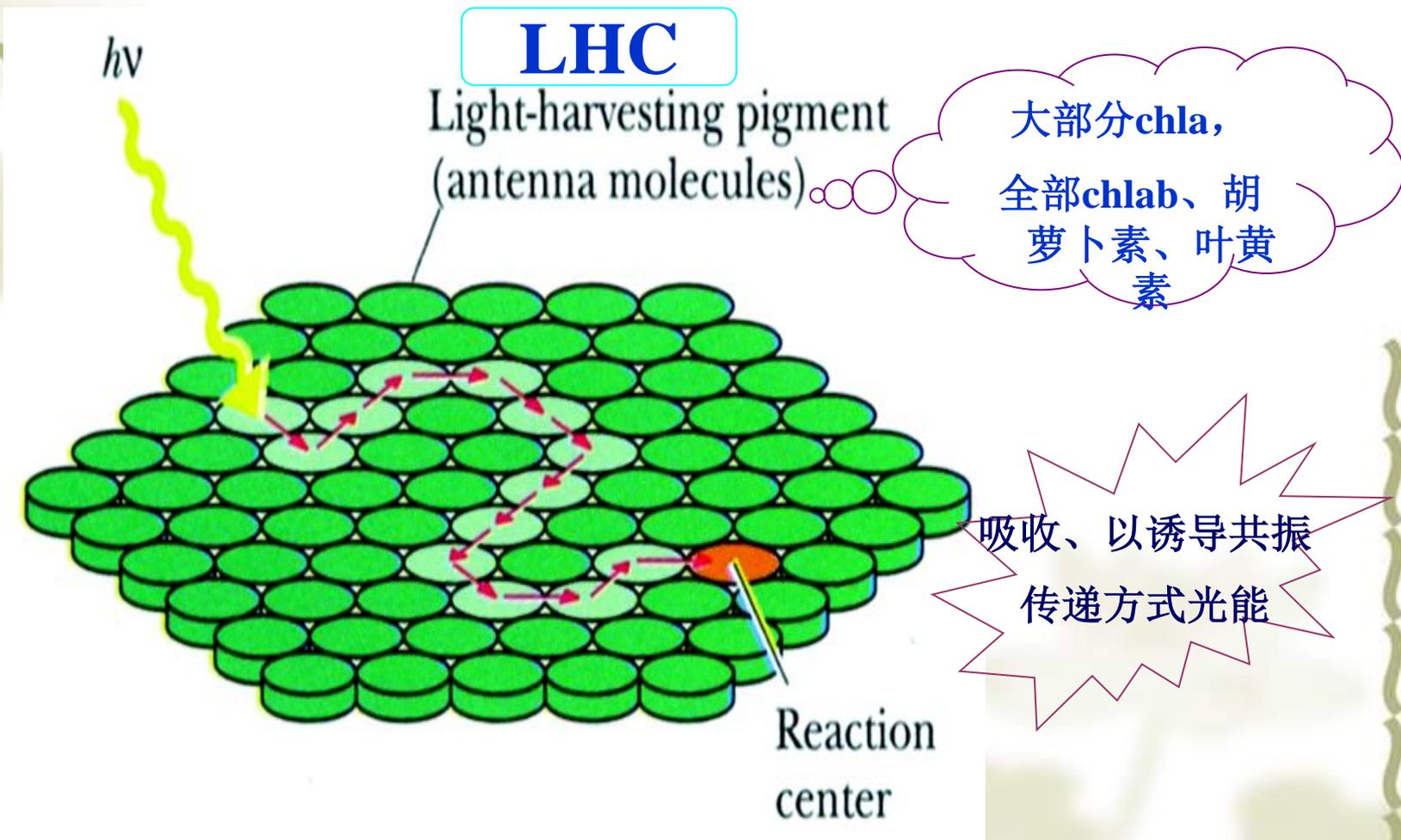
• 原初电子受体 (primary electron acceptor, A)

• 作用中心色素分子 (P)

▶ **聚光色素蛋白复合体（Chla/b蛋白复合体）**：分为LHCI和LHCII两类。

❖ 对LHCII的研究表明，其主要分布在类囊体膜的垛叠区，单体含有7个chla和5个chl b，2个类胡萝卜素，除了吸收和传递光能以外，在光能分配的调节及光保护反应中也具有重要作用。具有生理活性的LHCII是三聚体。





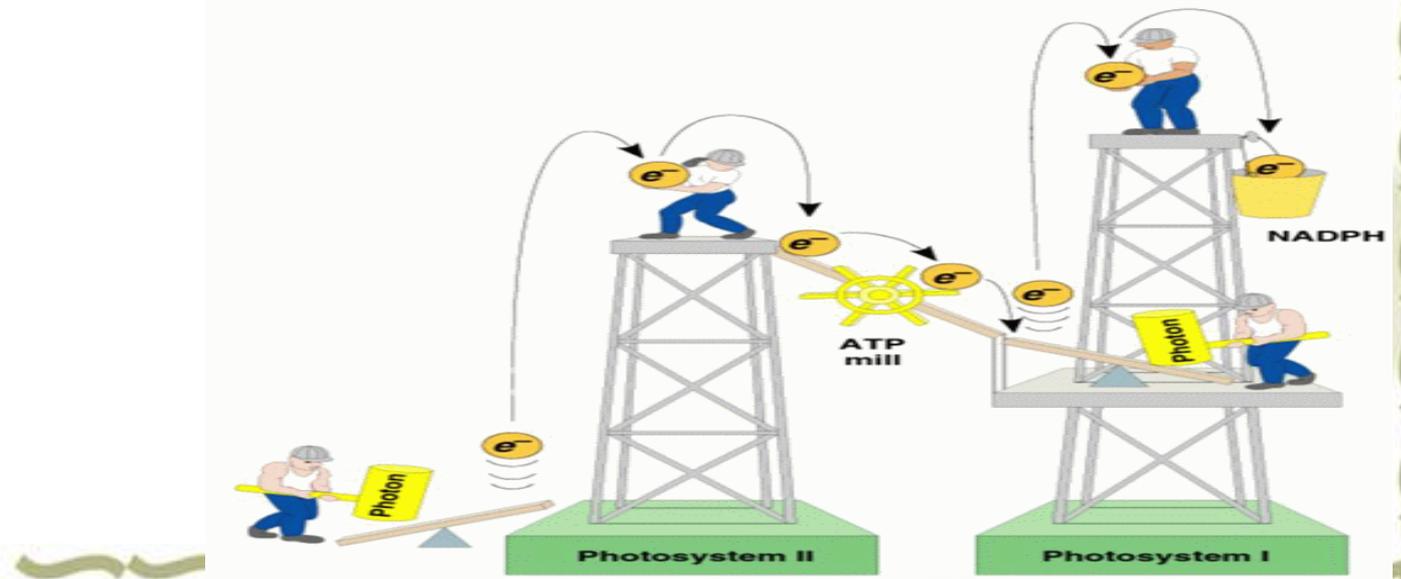
原初反应发生电荷分离后，由光能转变成电能

二. 电子传递链与光合磷酸化

- ▶ 原初反应产生的电子经一系列电子传递体传递，引起水的裂解放氧和**NADP⁺**还原为**NADP**，并通过光合磷酸化形成**ATP**，使光能变成活跃的化学能。

(一) 光系统

- ❖ Emerson (爱默生) 以绿藻和红藻为材料, 研究其不同光波的量子产额, 发现了红降现象和双光增益效应。
- ❖ 证明了两个光系统的存在。



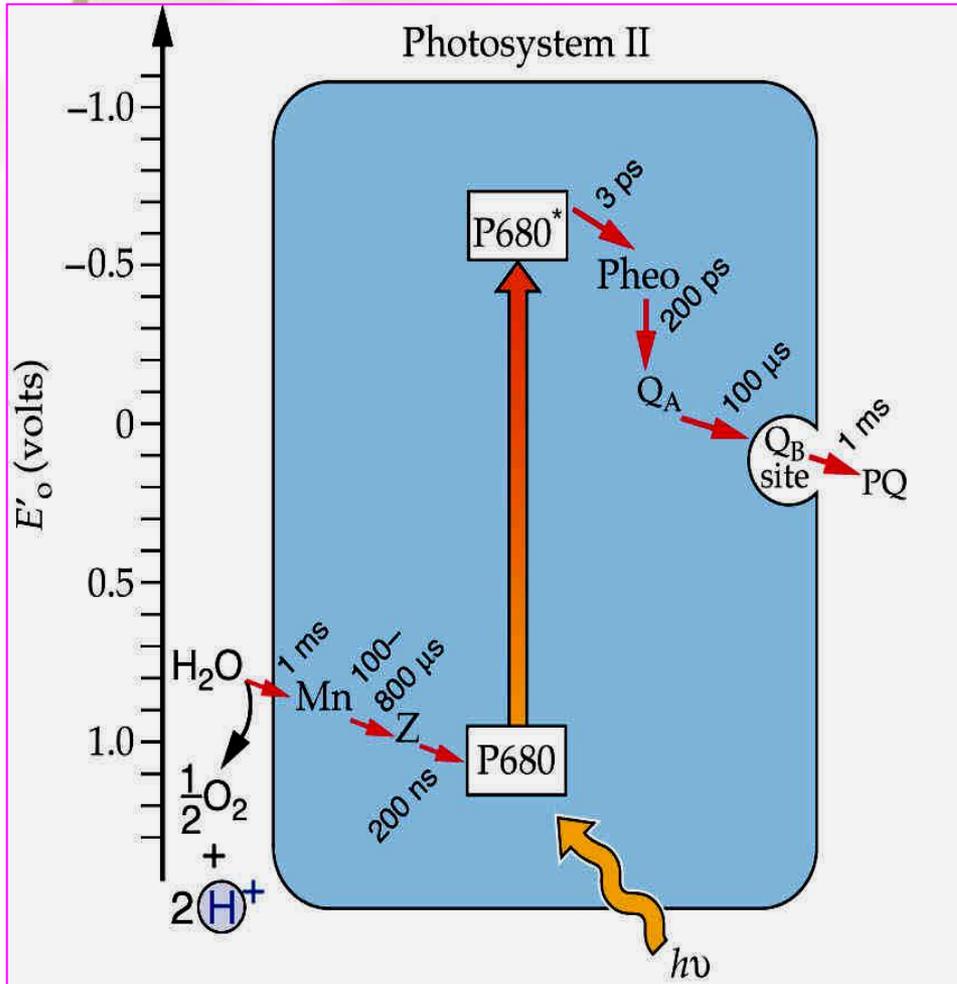
- ❖ **量子产额** (quantum yield) : 每吸收一个光量子后所放出 O_2 的分子数或固定 CO_2 的分子数。
- ❖ **红降** (red drop) : 当光波波长大于**685nm** (远红光) 时, 光合作用的量子产额急剧下降的现象。
- ❖ **双光增益效应** (Emerson effect) : 在远红光 (**710nm**) 条件下, 如补充红光 (**650nm**), 量子产额大增, 大于单独照射的总和。两种波长的光协同作用而增加光合效率的现象称双光增益效应。 **P83**

(二) 光合电子传递链及其功能

- ❖ 位于类囊体膜上
- ❖ 组分：光系统 I (**PS I**:类囊体膜非垛叠部分)、光系统 II (**PS II**: 类囊体膜垛叠部分)、细胞色素**b₆f**复合体等

1. 光系统II 复合体

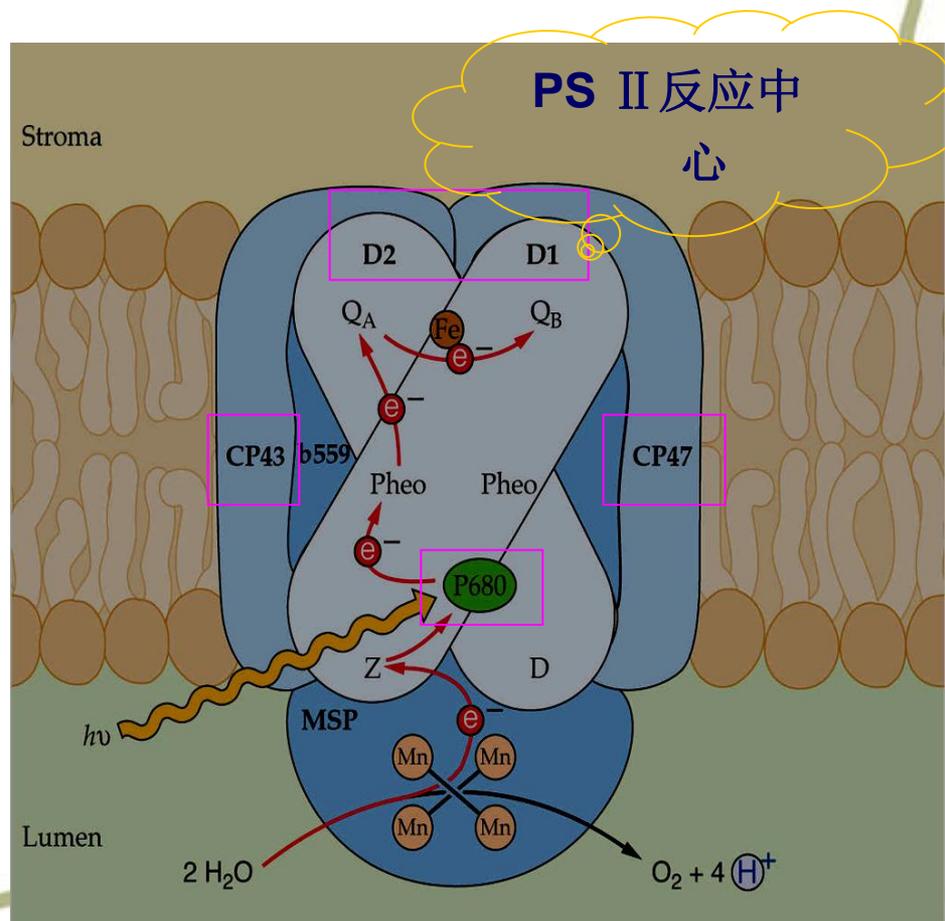
❖ 光合电子链上的第一个蛋白复合体，它利用光能推动电子传递，导致水的裂解和氧气的释放，并将电子传递到质体醌（PQ）。



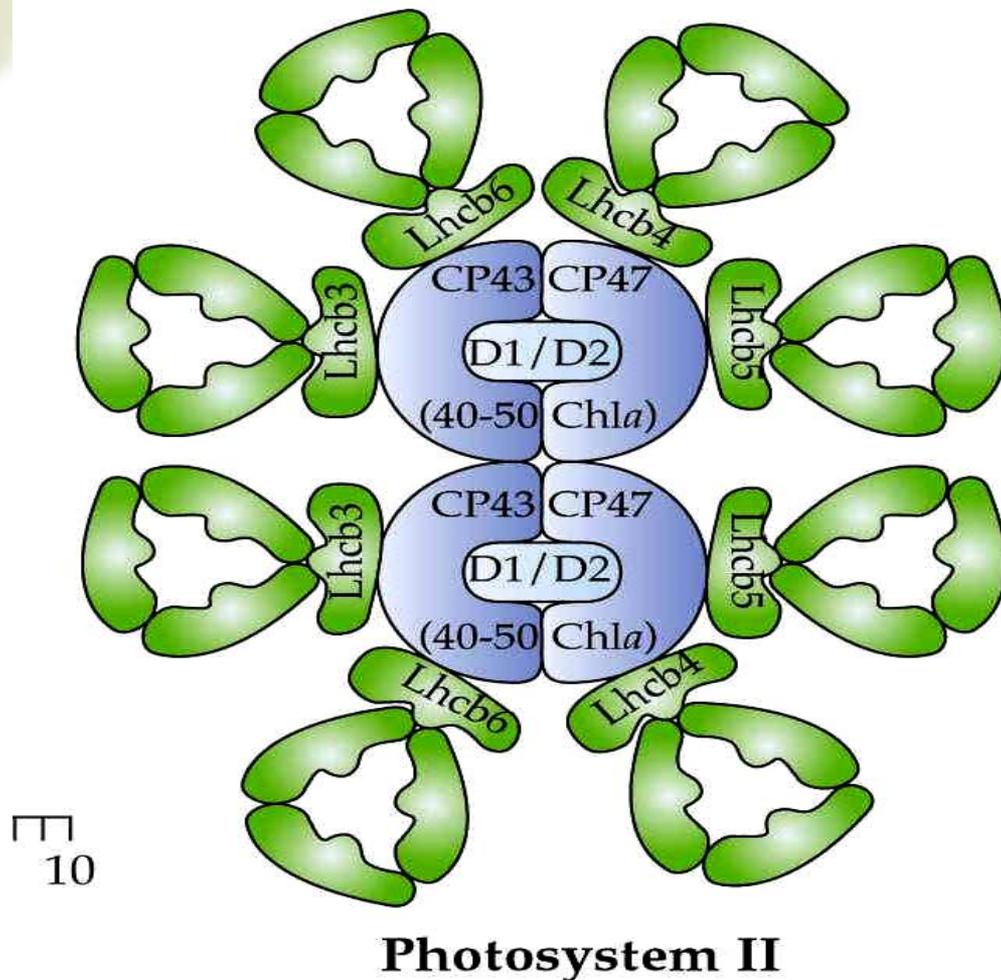
(1) PSII的结构 与功能

❖ 组成： **PS II 反应中心**、**LHCII** 和放氧复合体OEC等亚单位。

➤ 与D1—D2多肽紧密结合的9kDa (α) 和4kDa (β) 两个多肽构成细胞色素-b559，其功能不清楚，可能参与围绕PSII的循环电子传递。



- ❖ **PSII**复合体在体内主要以二聚体的形式存在，并且结合外天线**LHCII**形成超分子复合体。



(2) PSII的水裂解放氧

- ❖ 1937年英国生物化学家希尔发现，在分离的叶绿体悬浮液中加入高铁盐，照光时会放出O₂，同时高铁盐被还原成低铁盐，这个反应即为希尔反应。

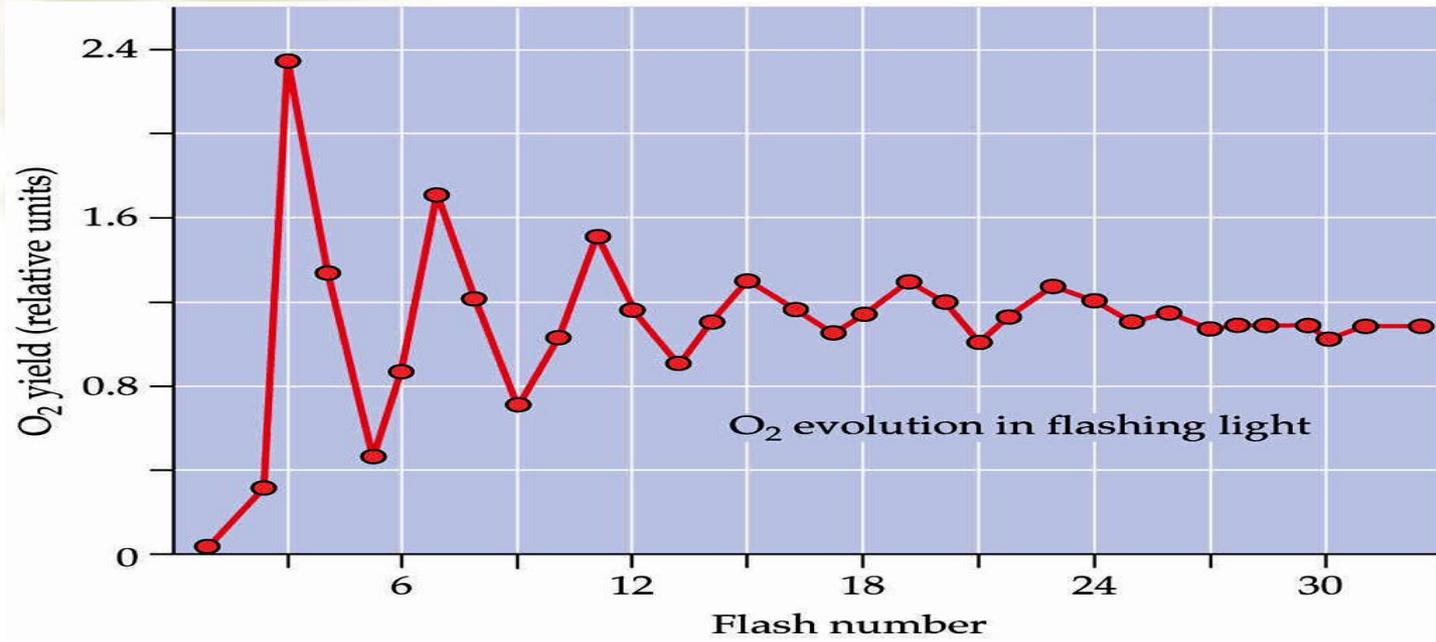


❖ **PSII**的一个重要功能是氧化水，它发生在**PSII**的氧化侧。

❖ 反应式： $2\text{H}_2\text{O} \xrightarrow{\text{光子}} \text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^-$

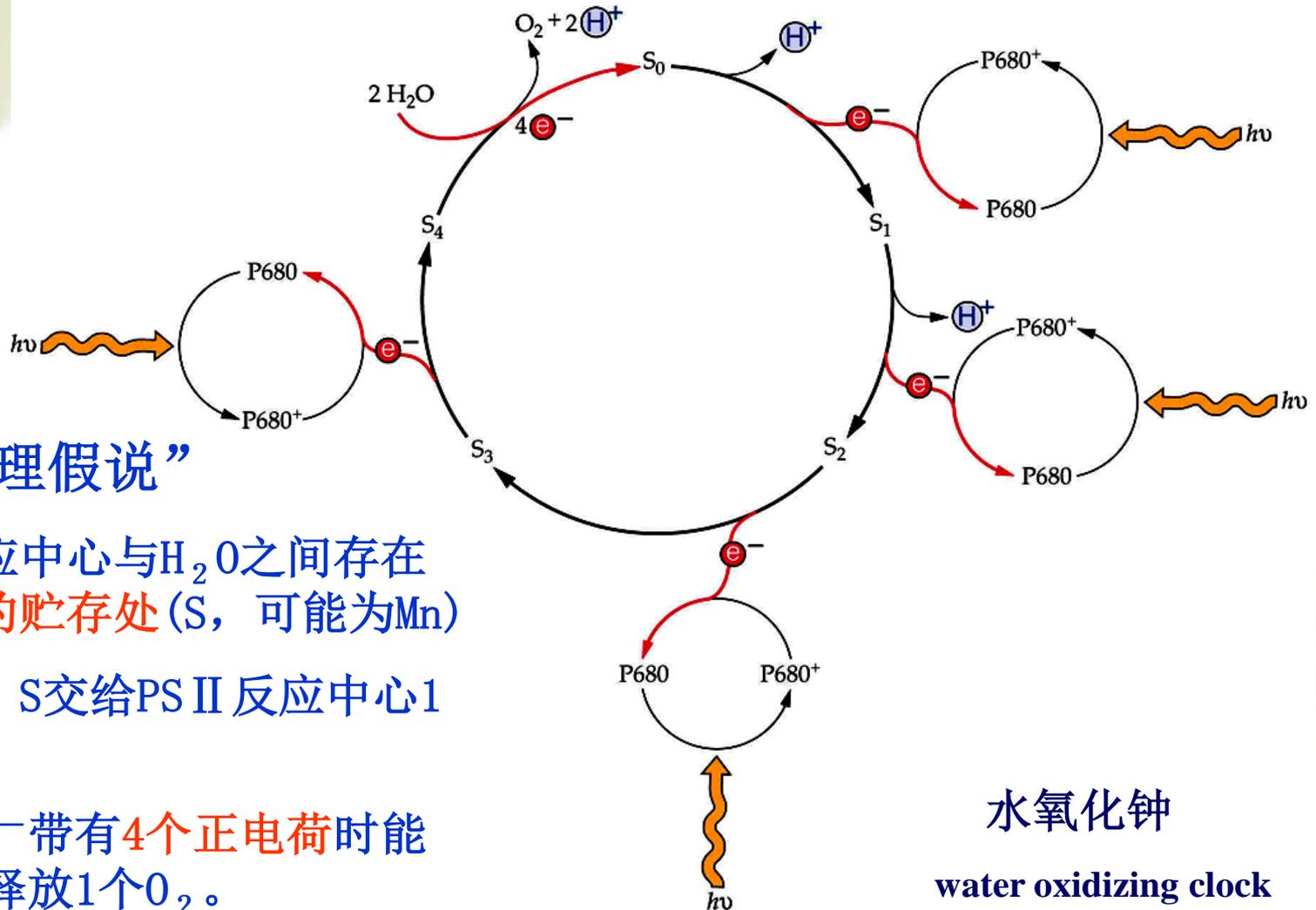
❖ 每释放1个 O_2 需从2个 H_2O 中移去4个 e^- ，同时形成4个 H^+ 。

光合放氧（Pierre Joliot, 20世纪60年代）



- 闪光后氧的产量不均量
- 第3次闪光放氧最多
- 以4为周期呈现振荡

Kok等（1970）提出水氧化假说，解释上述放氧现象

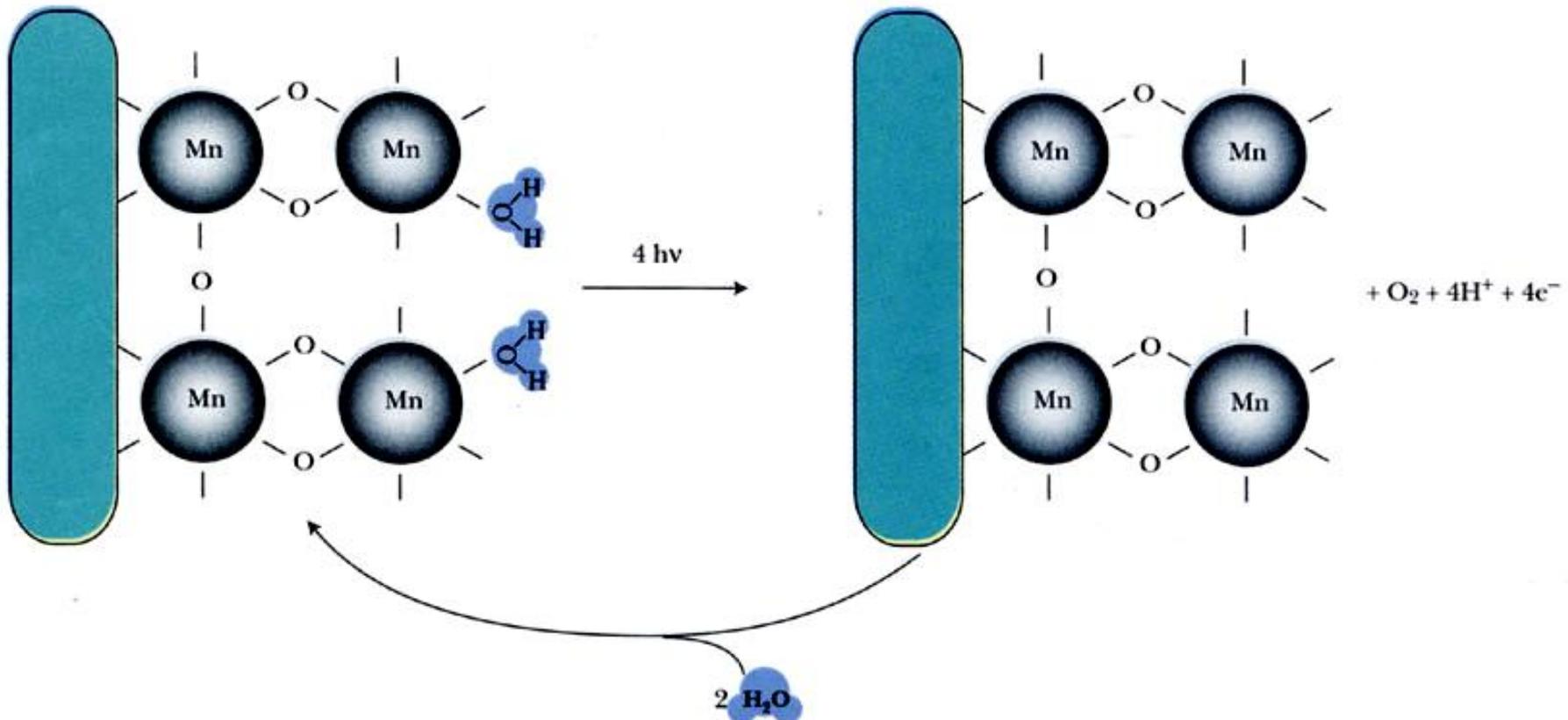


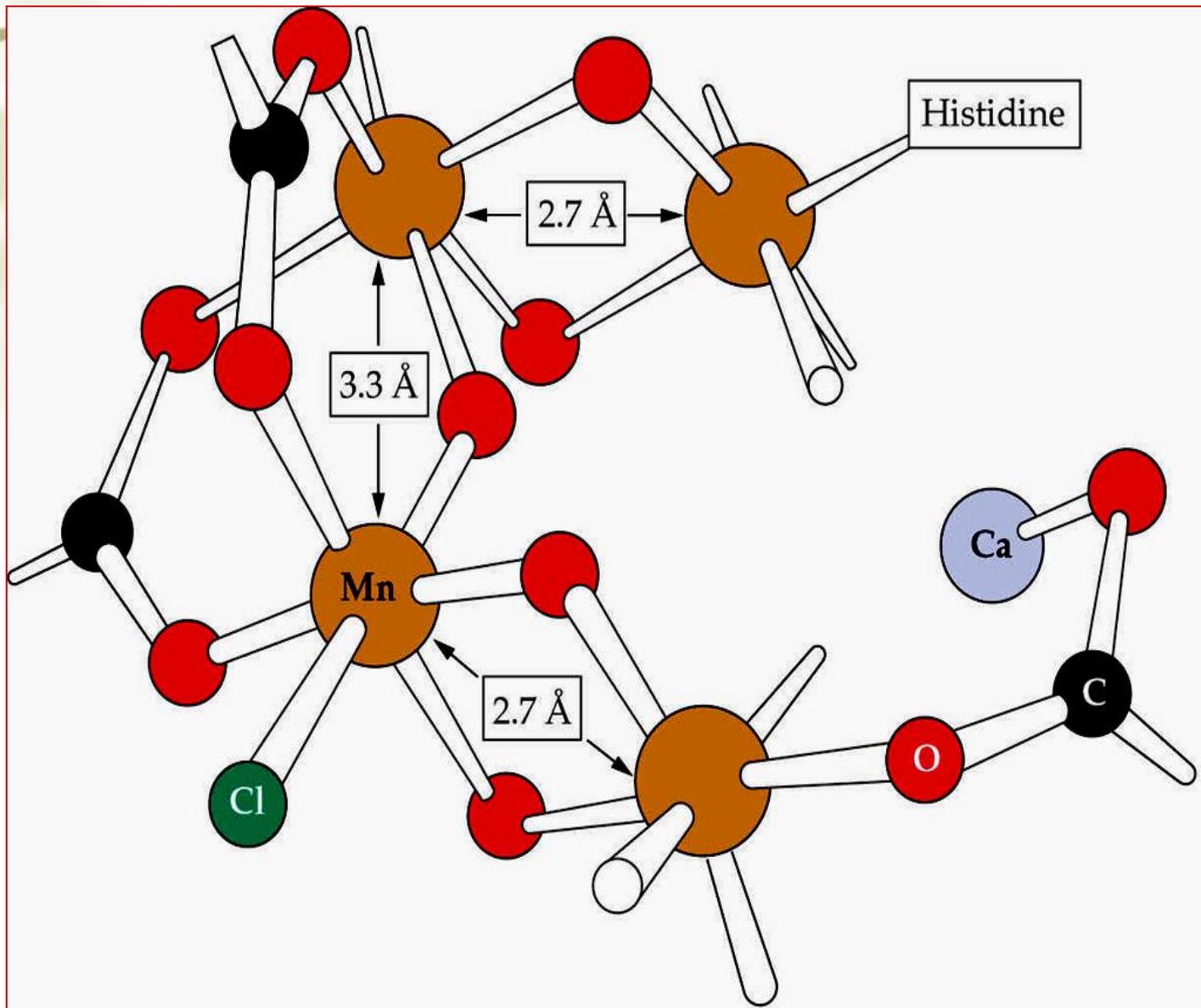
“四量子机理假说”

- ①PS II 的反应中心与 H_2O 之间存在一个正电荷的贮存处(S, 可能为Mn)
- ②每次闪光, S交给PS II 反应中心1个 e^- ;
- ③当S失去 4e^- 带有4个正电荷时能裂解2个 H_2O 释放1个 O_2 。

水氧化钟
water oxidizing clock

- 锰对水光解的影响：由4个原子组成的聚集体（锰簇，Mn cluster）。
- 氯影响放氧：但具体作用不清楚。

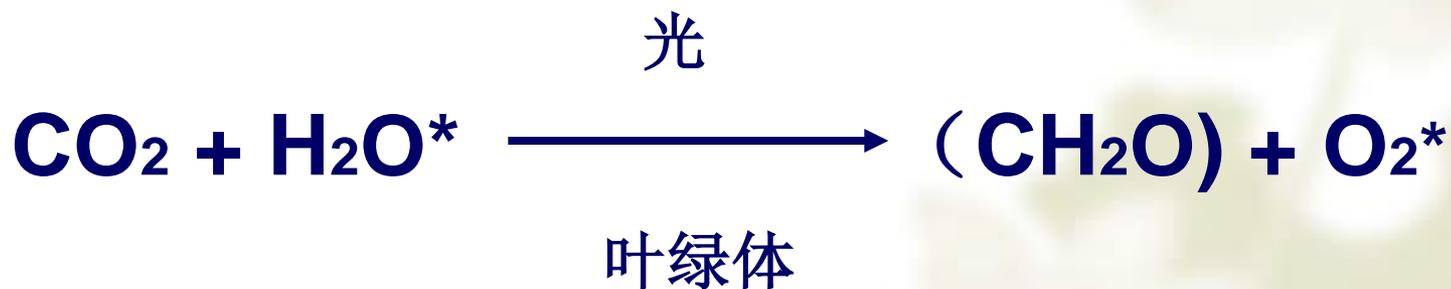




➤ 锰簇与放氧复合体中蛋白结构的结合

❖ 释放氧气是绿色植物特有的现象，特别是由于宇宙空间的发展，人们试图模拟植物放氧机理解决氧气的供应问题，备受关注。

❖ 光合作用反应式的改动：



(3) PSII的电子传递

分为两个部分：

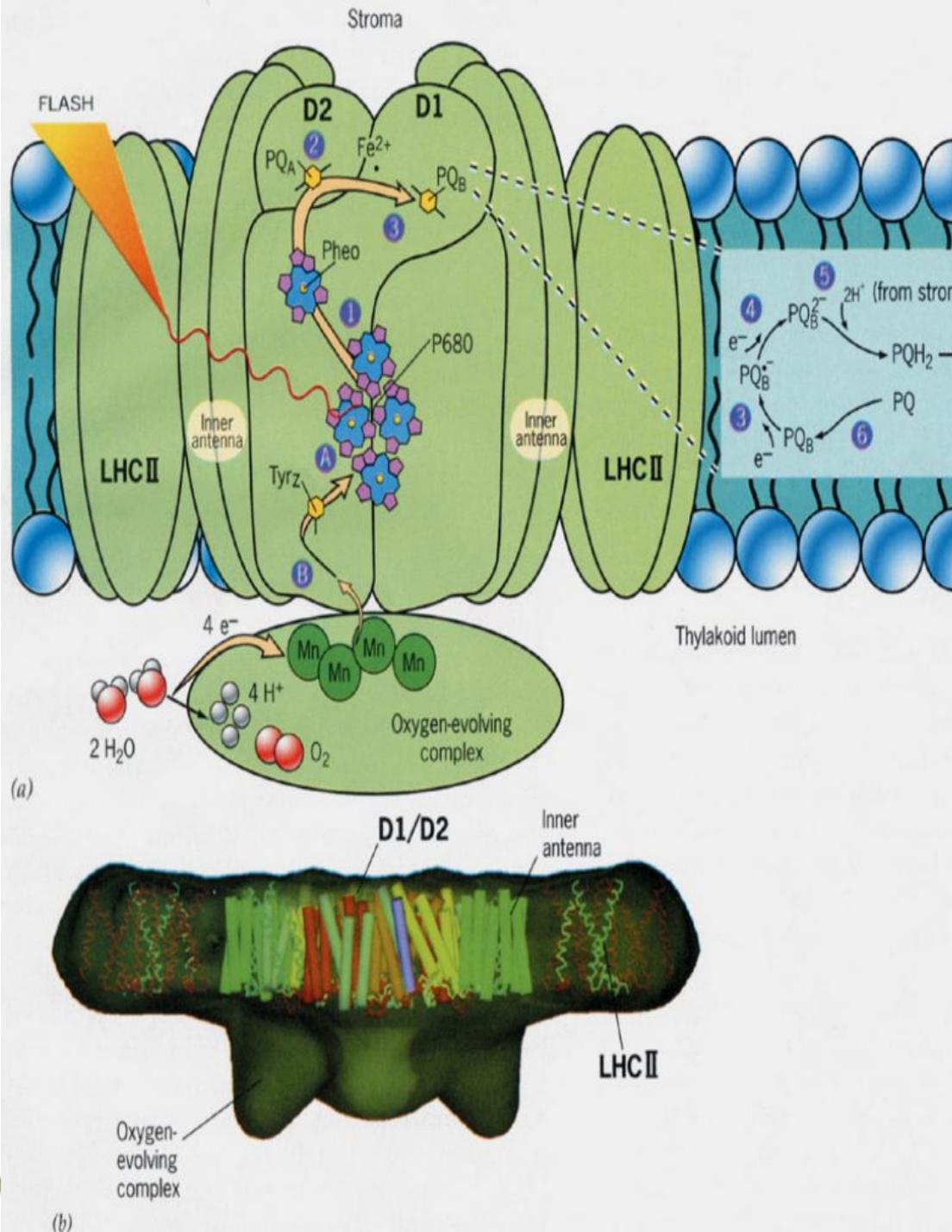
❖ P680 激发前将水裂解放氧

$H_2O \rightarrow OEC \rightarrow Tyr$ (酪氨酸残基) $\rightarrow P680$

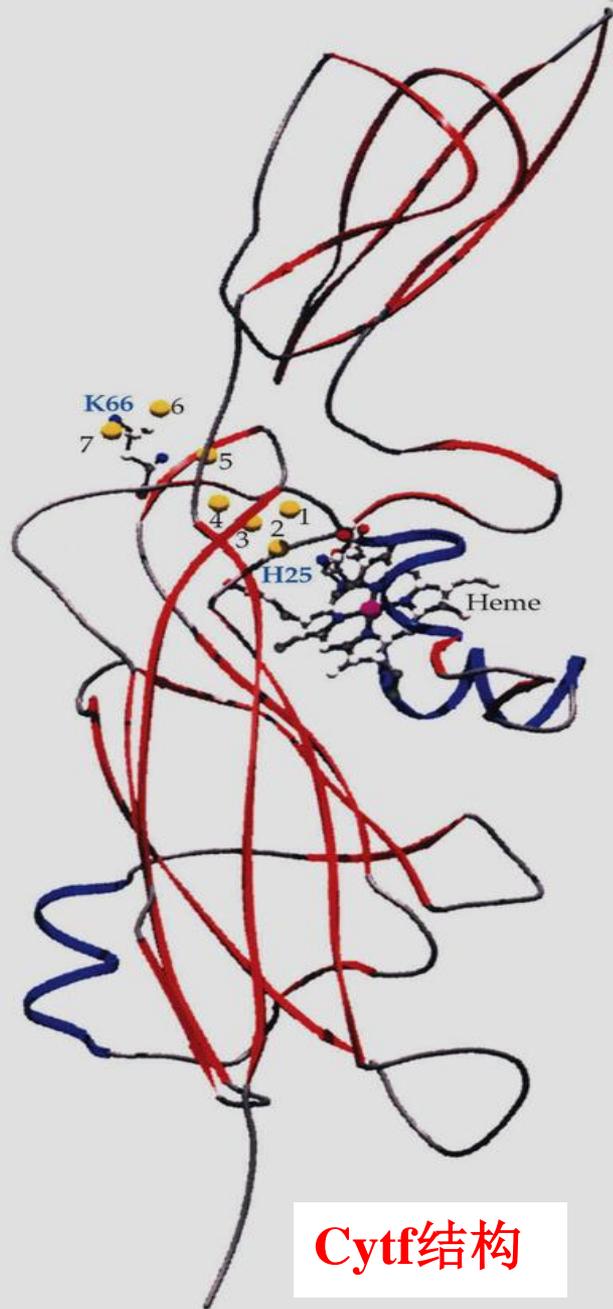
❖ P680 激发后将电子传至质体醌PQ，最后至PC

❖ $P680^* \rightarrow Pheo \rightarrow Q_A \rightarrow Q_B$

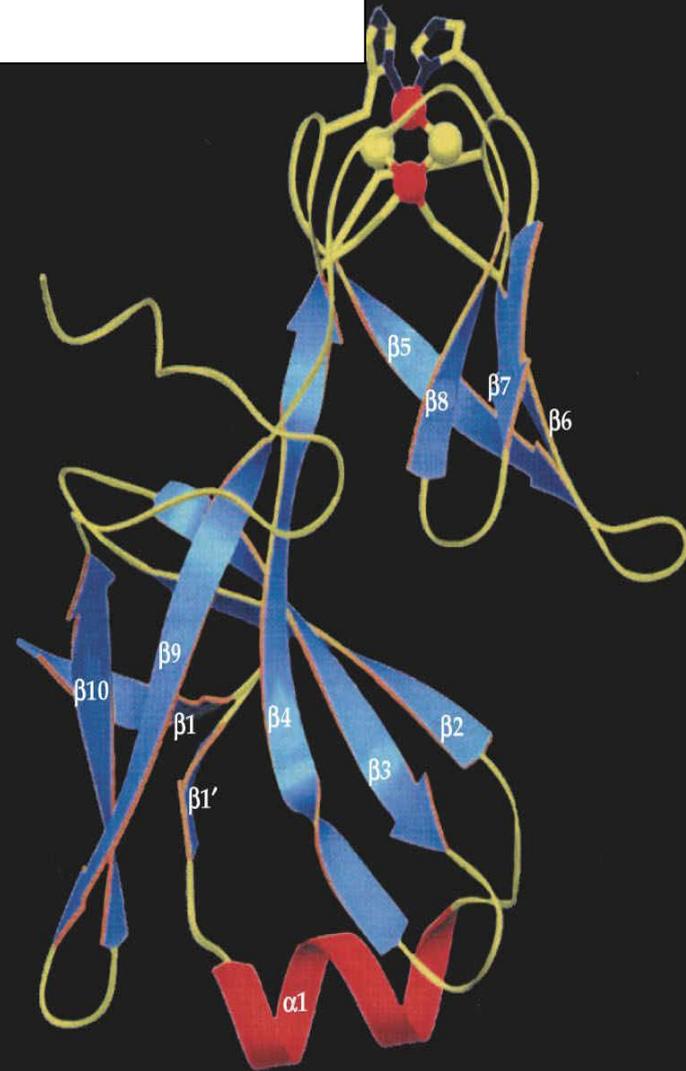
❖ 当P680的激发电子传递给Pheo，就会产生 $P680^+$ ，其就会从D1-161Tyr (过去称Z) 残基上夺取电子。



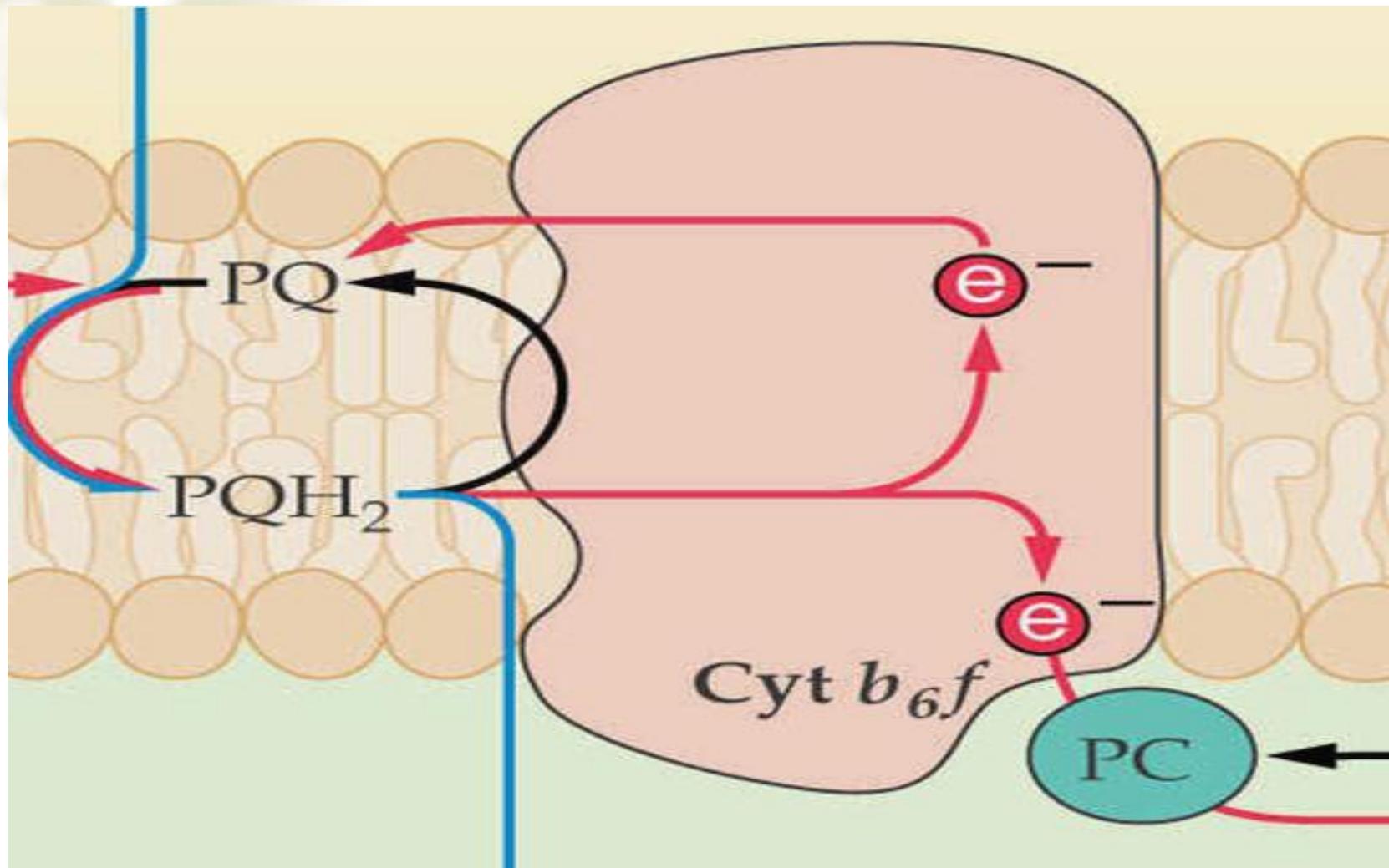
Rieske Fe-S 蛋白



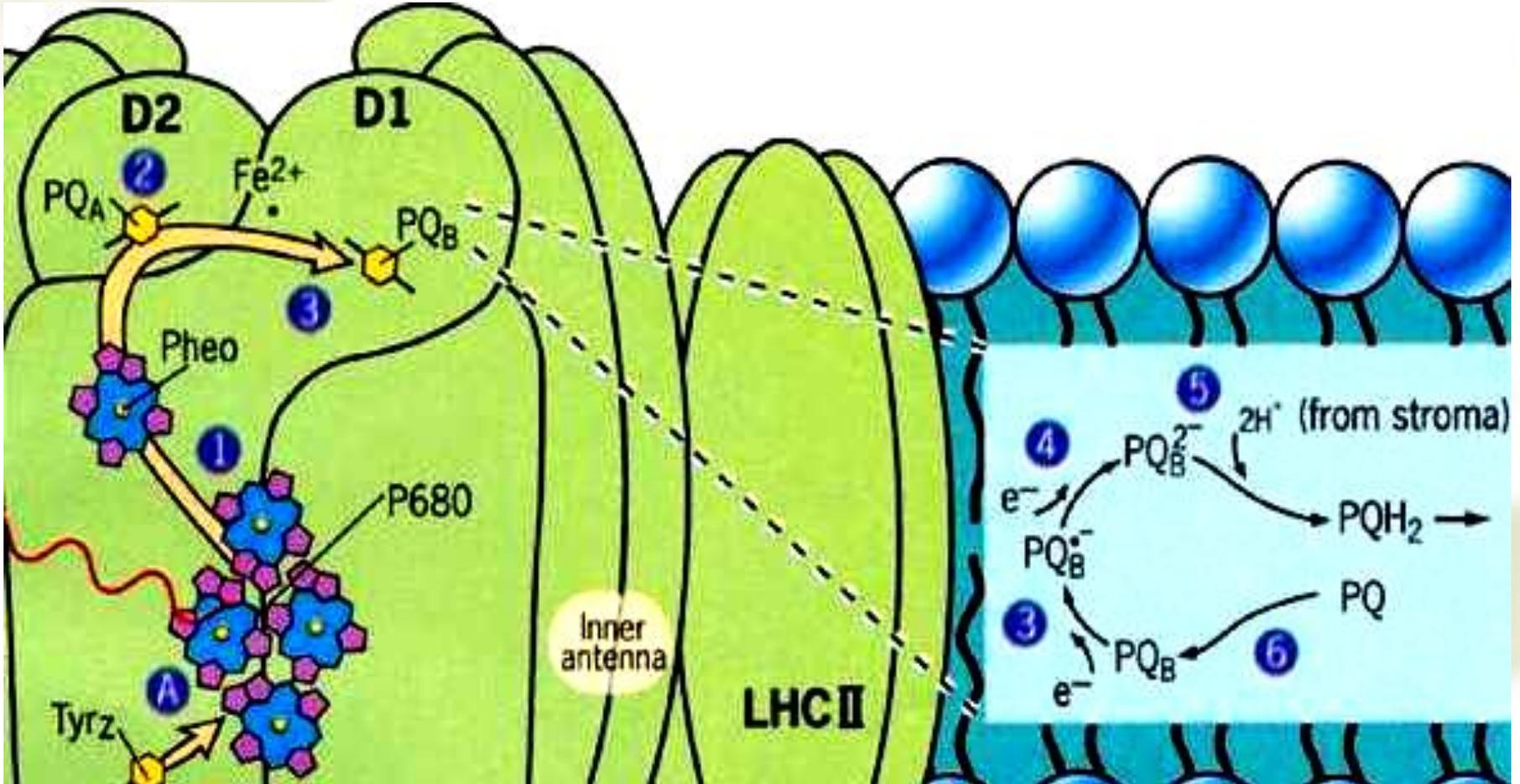
Cytf结构



- 位于**PS I** 和**PS II**之间，传递电子



- 电子从PSII还原侧的 Q_A 到PSI氧化侧的PC，中间有PQ参加



➤ 电子在细胞色素b/f复合体上的确切传递过程尚无定论。目前广泛承认的是质醌循环（穿梭）模型。

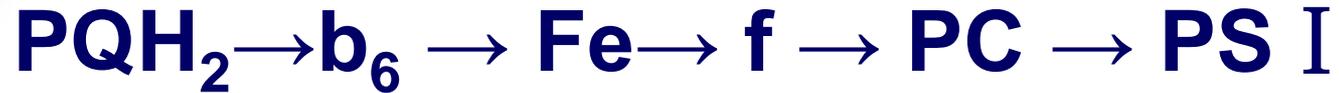
➤ PQ的特点：

- 不仅传递电子，而且从类囊体外向内传递质子（氧化型和还原型变化）
- 含量比其它成分高得多
- 很活跃
- 脂溶性，易在膜上移动

PQ穿梭作用：

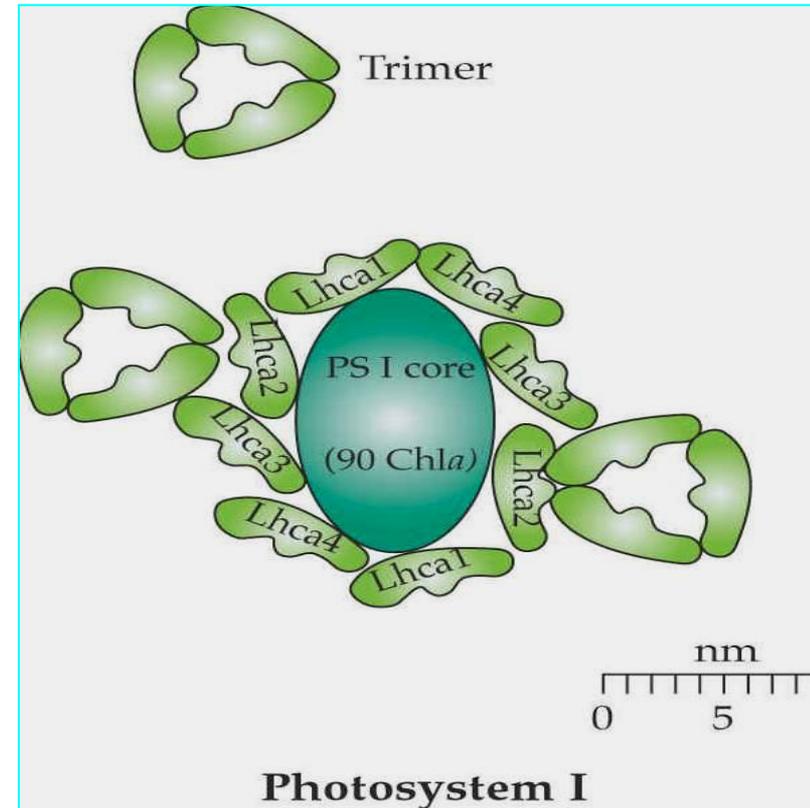
- ❖ 把**PS I** 和**PS II** 联系起来
- ❖ 调节光能在**PS I** 和**PS II** 的均衡分配
- ❖ 通过自身的氧化还原作用传递将质子从
间质移至类囊体膜内的空间
- ❖ 达到质子横渡类囊体膜

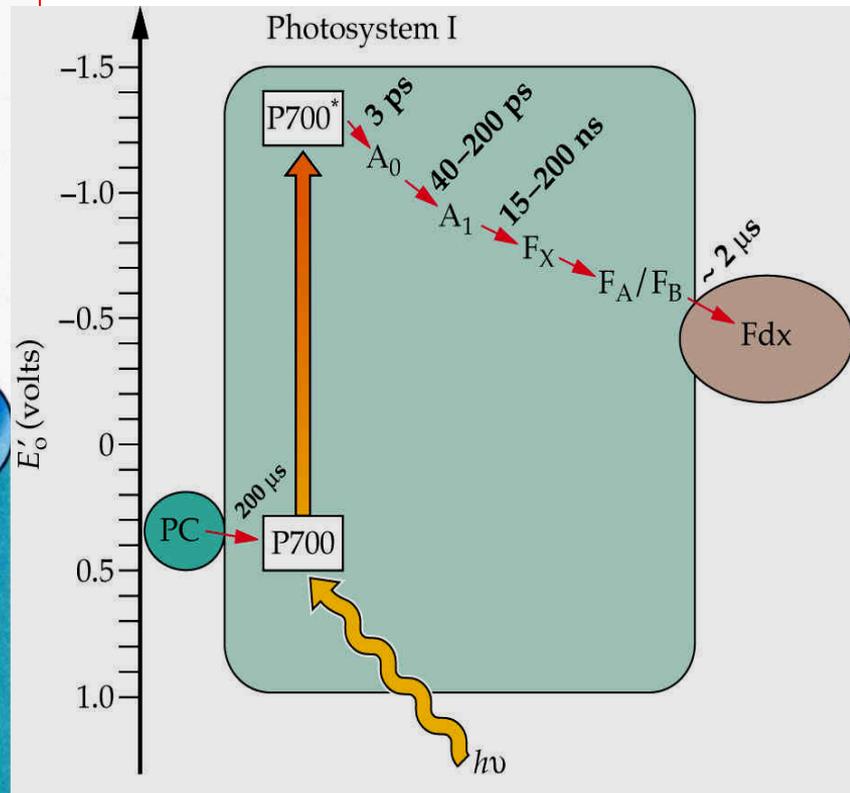
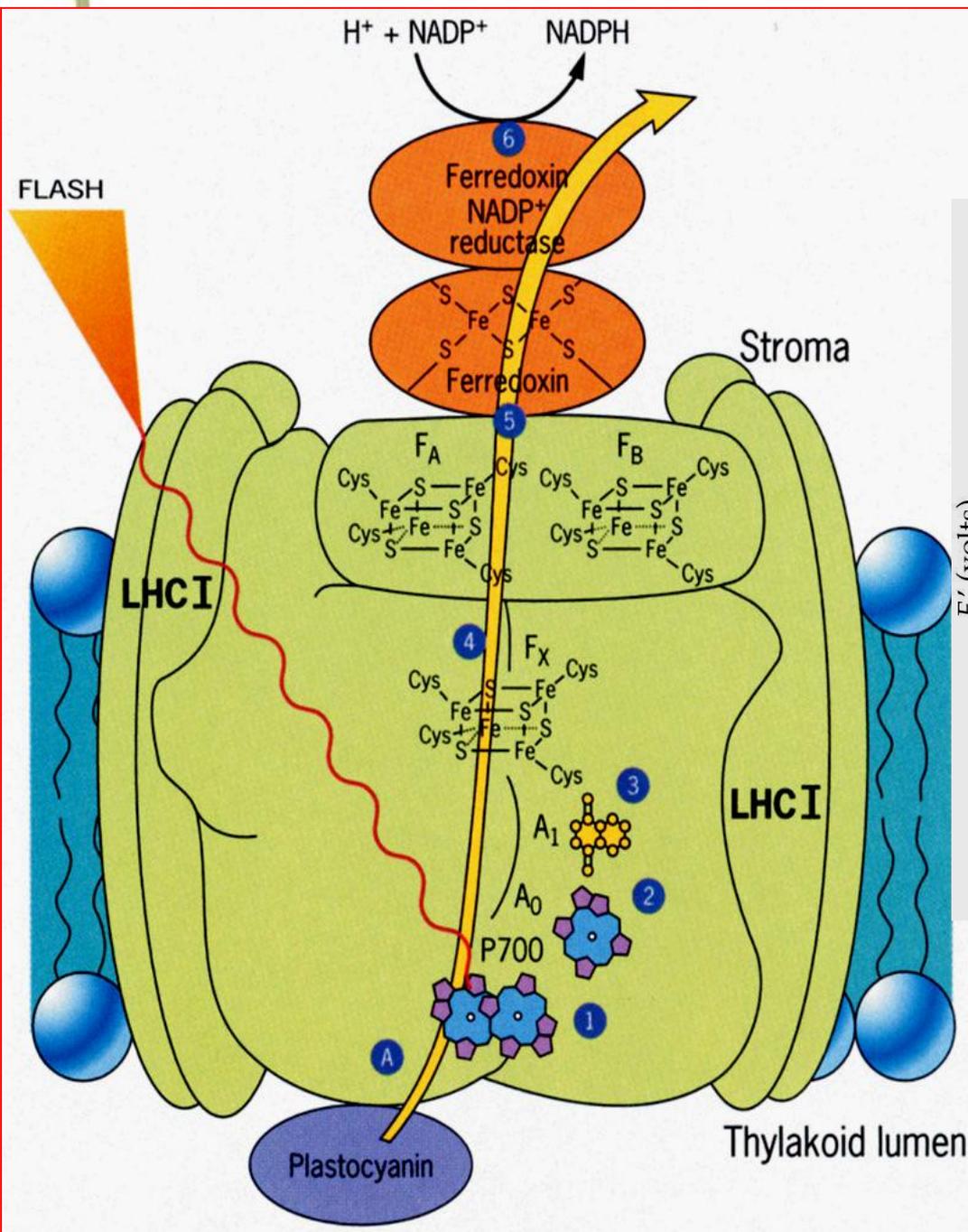
细胞色素**b/f**复合体的电子传递概括为：



3. 光系统 I 复合体

- 组成：反应中心复合体、LHCI等亚单位组成
- 光系统I接受从质蓝素传来的电子，利用光能推动电子传递，最终将电子传递到铁氧还蛋白。





- **A₀:** 1个Chla分子
- **A₁:** 次级电子受体, 2个叶醌分子
- **F_x:** 4Fe-4S
- **FA/FB**

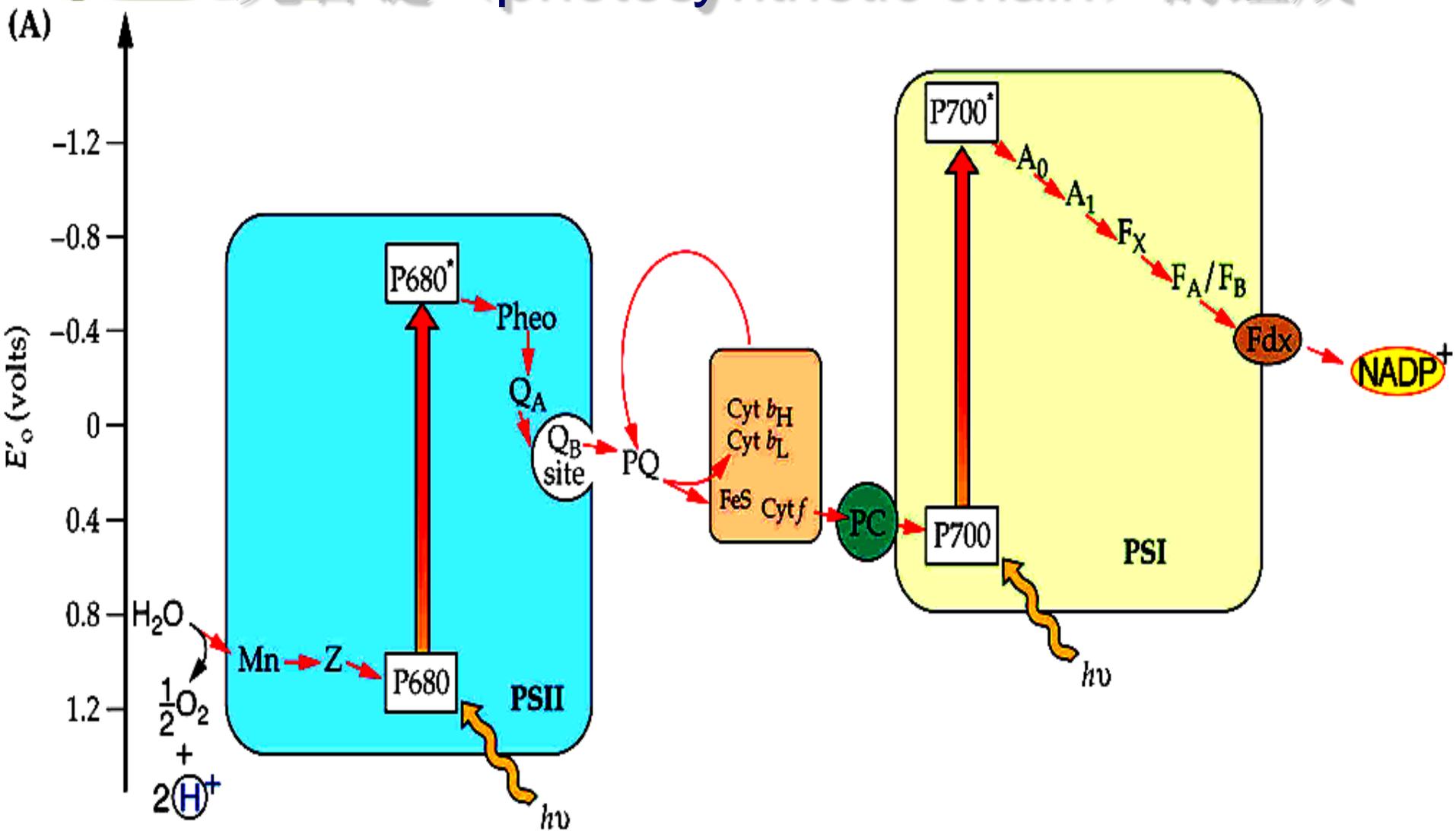
❖ 质蓝素（PC）

- 含铜的水溶性蛋白，**40kDa**，由**4**条多肽组成，每条多肽上含有**1**个铜原子，结合在组氨酸残基上，还有**2**个硫原子结合于胱氨酸残基上。
- 氧化态的**PC**为蓝色。存在于类囊体腔内。
- 由于质蓝素是核基因编码的蛋白质，必须经叶绿体膜和类囊体膜**2**个膜系统才能进入类囊体腔。
- 承担两个光系统及色素蛋白复合体间电子的扩散过程。

4. 光合电子传递途径

- ❖ **光合电子途径**：在原初反应中产生的高能电子经过一系列电子传递体，传给 NADP^+ ，产生 NADPH 的过程。
- ❖ **光合链（Z链）**：在类囊体膜上的许多电子传递体与 PS II 、 PS I 相互连接组成的电子传递总轨道。各种电子传递体按照氧化还原电位高低排列。
- **传递电子和质子的4个复合体**：
 PS II 核心复合体、 Ctyb6-f 复合体、
 PS I 核心复合体、 ATP 合酶复合体

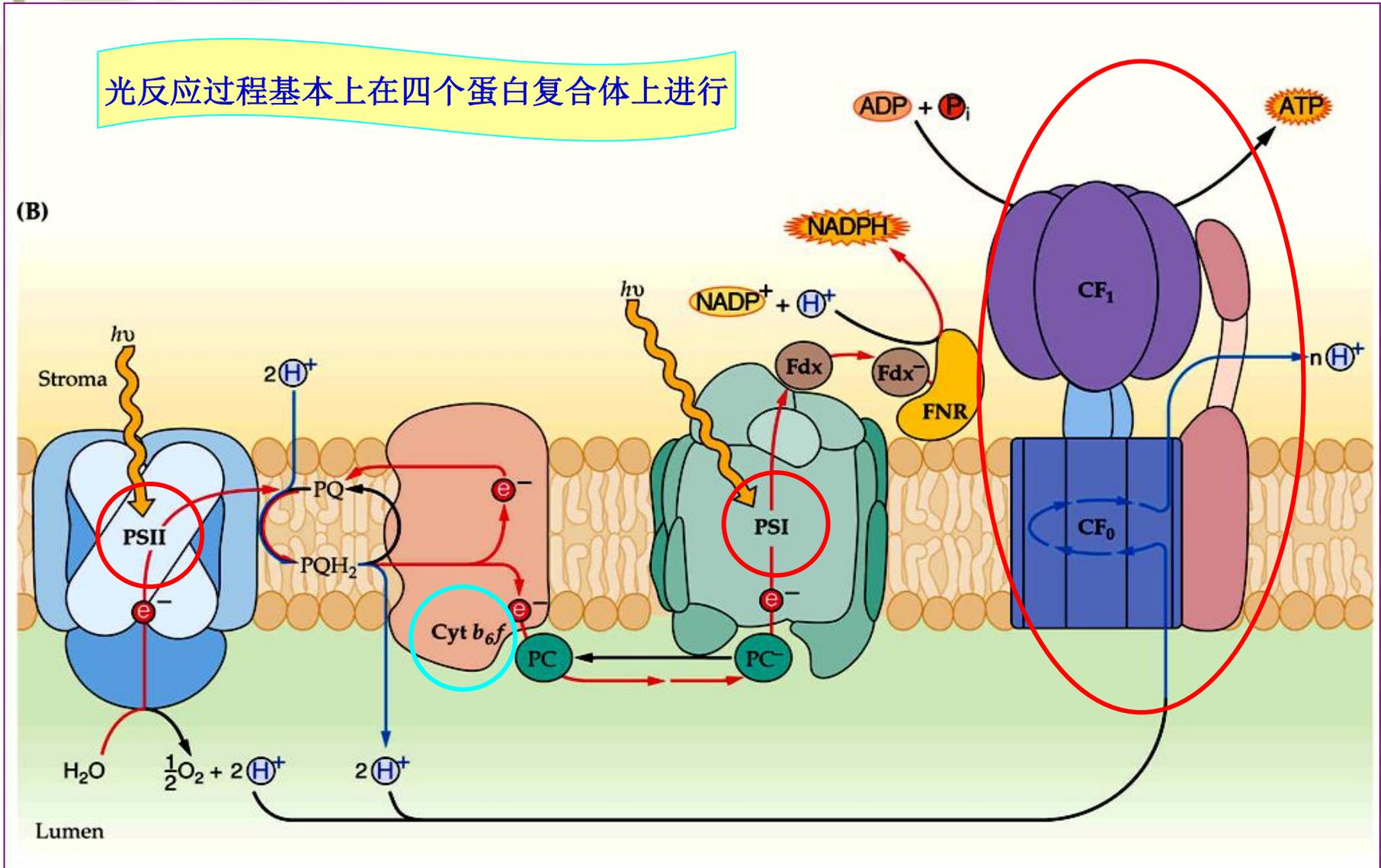
光合链 (photosynthetic chain) 的组成



光合电子传递体及其在类囊体膜上的分布

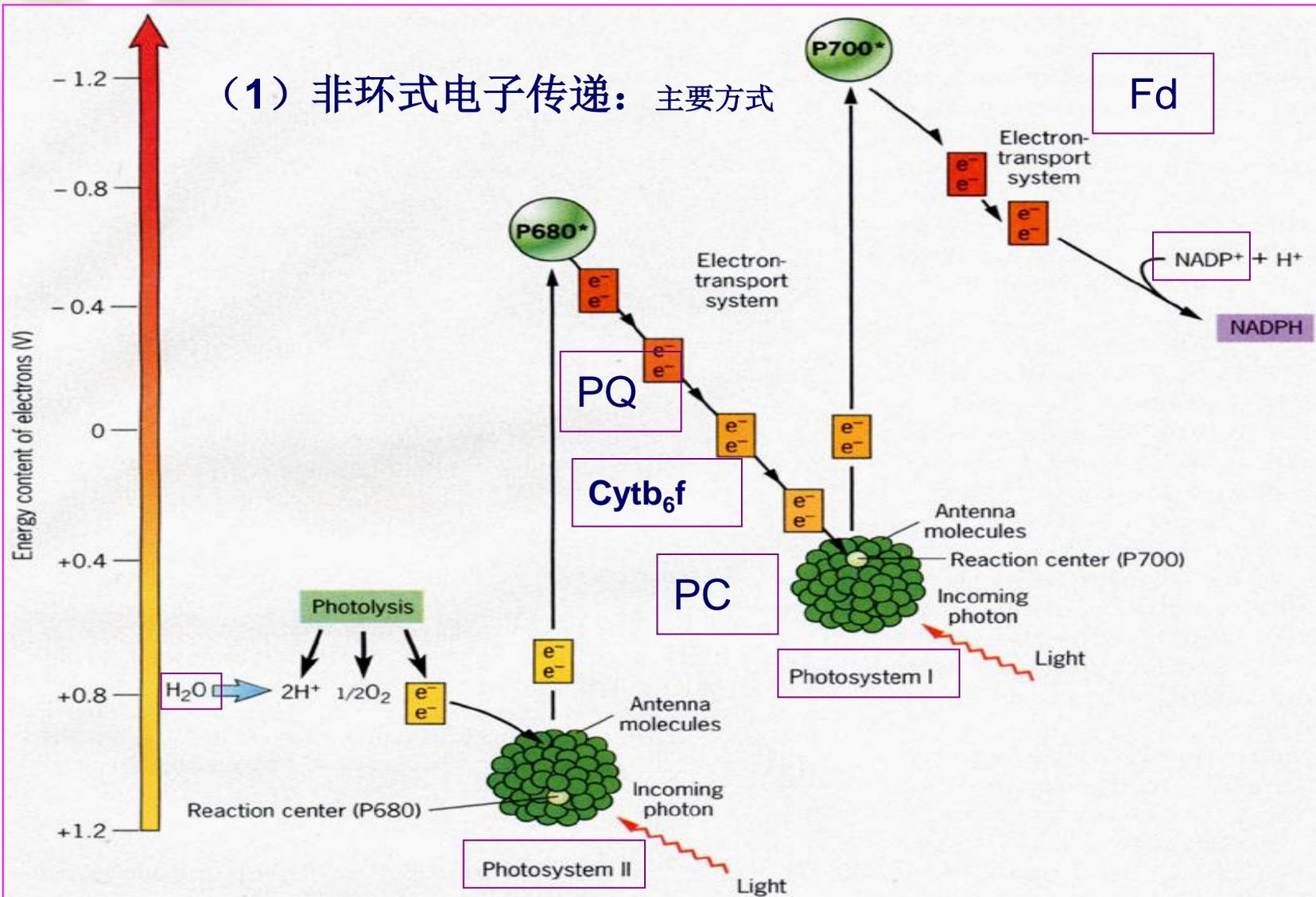
光反应过程基本上在四个蛋白复合体上进行

(B)



光合电子传递途径

(1) 非环式电子传递：主要方式



非环式电子传递小结

- **途径：** $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{PSII} \rightarrow \text{PQ} \rightarrow \text{Cytb}_6\text{f} \rightarrow \text{PC} \rightarrow \text{PSI} \rightarrow \text{Fd} \rightarrow \text{FNR} \rightarrow \text{NADP}^+$
- **结果：** 产物有 O_2 、ATP、NADPH
- **特点：**
 - * 电子传递路径是开放的，电子传递中偶联磷酸化
 - * 两个光系统串联协同作用
 - * 最初电子供体 H_2O ，最终电子受体 NADP^+

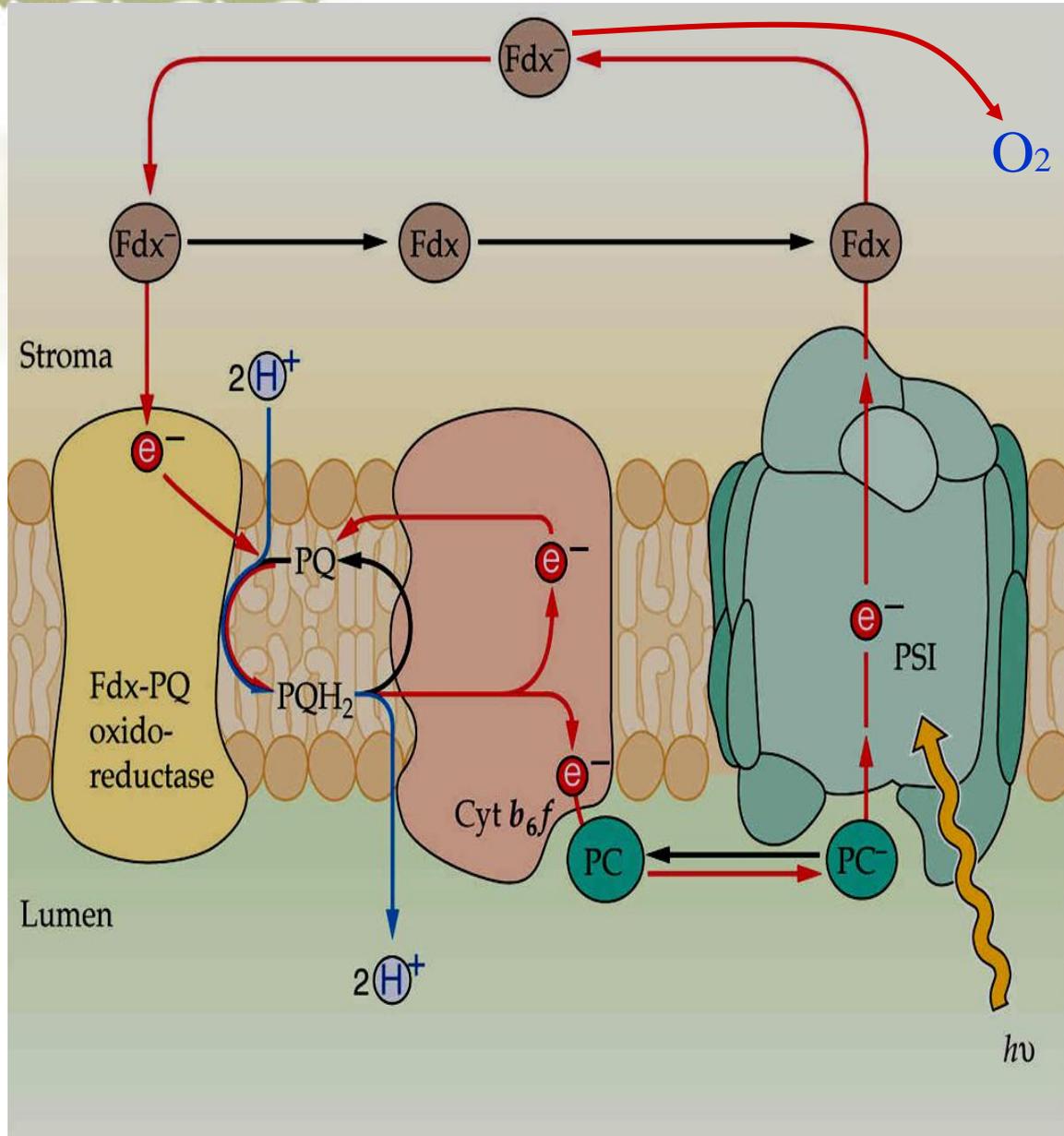
(2) 环式电子传递

- ❖ **定义：** PSI产生的电子传给Fd，再到Cytb₆f复合体，然后经PC返回PSI的电子传递。
- ❖ **途径：** PS→Fd→PQ→ Cytb₆f→PC→ PSI
- ❖ **特点：**
 - 电子传递路径是闭路，只涉及PS I
 - 产物无O₂和NADPH，只有ATP
 - 正常情况下只有非环式的3%，逆境条件下，对光合起调节作用

(3) 假环式电子传递

- ❖ **定义**：水光解放出的电子经**PSII**和**PSI**最终传递给**O₂**的电子传递。
- ❖ **途径**：**H₂O** → **PSII** → **PQ** → **Cytb₆f** → **PC** → **PSI** → **Fd** → **O₂**
- ❖ **特点**：
 - 电子传递路径开放；产物有**O₂**、**ATP**、无**NADPH**
 - 最终电子受体是**O₂**，生成超氧阴离子自由基**O₂^{·-}**

光合链中的**Fd** 是电子传递的分叉点



❖ **PSI**还原侧的电子可以通过**Fd**返回到**PQ**而构成围绕**PSI**的循环电子传递，但具体传递过程尚不清楚。

❖ 曾认为**Fd**直接将电子交给**Cytb₆**，再向**PQ**传递。但目前认为**Cytb₆**位于膜的疏水区，使得具有亲水性的**Fd**难以与之直接接触，故此传递途径不大可能发生。

❖ 还原的**Fd**也能将电子传递给分子氧，使叶绿体在照光下发生吸氧反应。

❖ 光合电子传递抑制剂：阻断光合电子传递

敌草隆：阻止**PS II PQ**还原

百草枯：抑制**PSIFd**还原

DBMIB：与**PQ**竞争阻止电子传至**Cytb₆f**

（三）光合磷酸化

- ❖ 在光照的条件下，叶绿体可把ADP和Pi合成ATP，这个生物学过程由光合电子传递引起，因此称光合磷酸化（**photophos-phorylation**）。
- ❖ **1943（Rubens）**提出ATP是光合细胞吸收光能后转换成化学能的一种化学贮藏形式。
- ❖ **1954（Arnon & Frenkel）**，在叶绿体和光合细菌载体中相继发现它们能利用光能使ADP磷酸化形成ATP，并称之为光合磷酸化。

❖ 50年代末，又发现了可伴随氧化还原物质积累的非循环光合磷酸化，而将只形成ATP的称之为循环光合磷酸化。

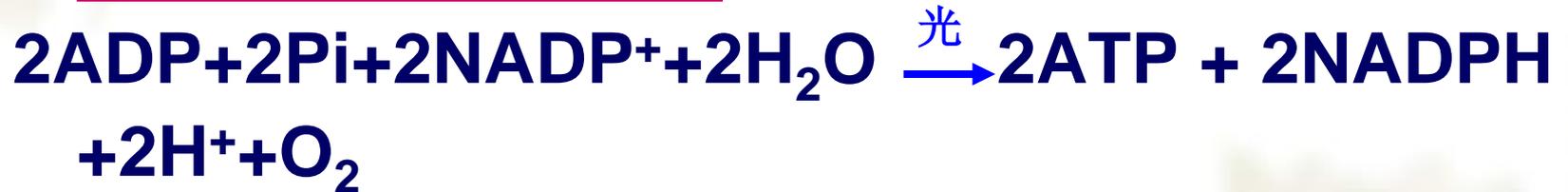
❖ 60年代初，沈允钢等和Jagendorf等用两阶段磷酸化方法分别证实光合磷酸化高能态的存在。

❖ 光合磷酸化研究领域的一系列工作为Mitchell的化学渗透理论提供了实验证据。为此，Mitchell于1978年获得诺贝尔化学奖。

➤ **光合磷酸化**：叶绿体在光下将**ADP**和**Pi**转化为**ATP**。与光合电子传递偶联，传递途径一样。

➤ **类型**：

❖ **非环式光合磷酸化**：基粒片层进行



❖ **循环式光合磷酸化**：基质片层中补充**ATP**不足



❖ 假循环光合磷酸化仍属非循环光合磷酸化，不过它们被还原后，又被氧所氧化，其实是又放氧又吸氧，收支平衡，所以测不出放氧。

➤ **ATP合酶头部CF₁**: 分子量约**325kDa**

➤ **5个亚基，数目比3: 3: 1: 1: 1**

• **α—55~56kDa**, 长条形, 调控CF₁与CF₀的结合作用。×3

• **β—52~54kDa**, 椭圆形, ATP的结合位点。×3

• **γ—37kDa**, 双股螺旋复绕, 位于α和β组成的六角形的空隙, 含有大量的半胱氨酸残基, 起重要的催化作用。×1

• **δ—21~25kDa**, 位于柄部, 连接着CF₁和CF₀, 主要阻止H⁺泄漏。因此可以通过影响质子的通过来调节光合磷酸化。×1

• **ε—14kDa**, 影响质子的通过, 去除它会刺激ATP酶活性, 加上后可抑制ATP酶活性。×1

2. ATP产生

- ❖ 光合磷酸化机理的几种观点
 - 化学学说 1953年 Slater
 - 化学渗透理论 1961年 Mitchell
 - 蛋白质构型变化学说 1965年 Boyer
 - 区域化质子势 1961年 Williams

ATP产生的机制—化学渗透学说

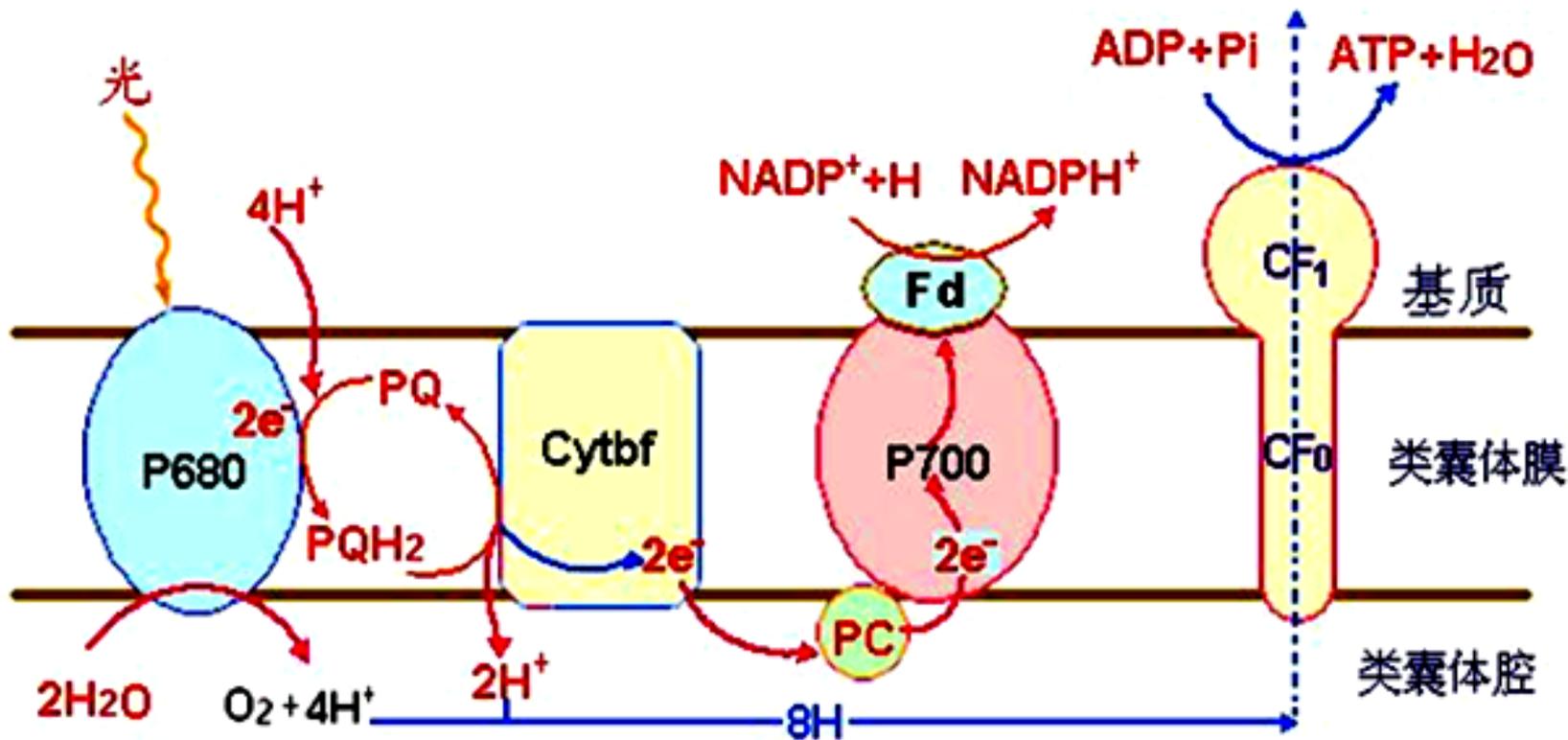
- (1) 在光合电子传递体中，PQ穿梭传递电子，同时把膜外基质中的 H^+ 转运至类囊体膜内；
- (2) PS II 光解水时在膜内释放 H^+ ；
- (3) PS I 引起 $NADP^+$ 还原时，进一步引起膜外 H^+ 浓度降低。

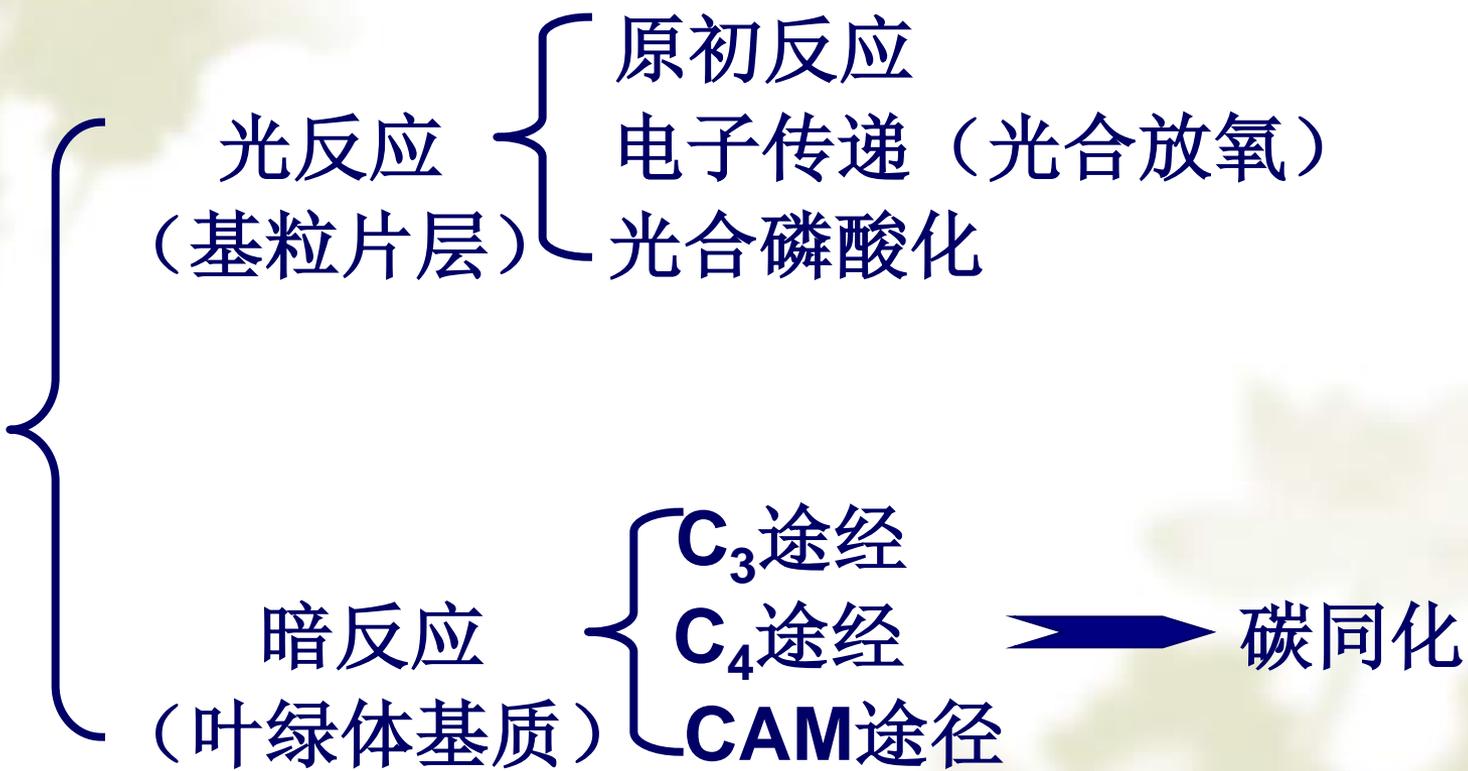
H_2O 光解、PQ穿梭、 $NADP^+$ 还原 → PH梯度 ΔPH 、膜电位差 $\Delta\phi$ → 质子动力势 pmf → H^+ 经偶联因子 CF_0 返回 → CF_1 构象能 → ATP形成

2. ATP产生

1961年提出，1978年获
诺贝尔化学奖

--P.Mitchell的化学渗透学说





三. 碳同化

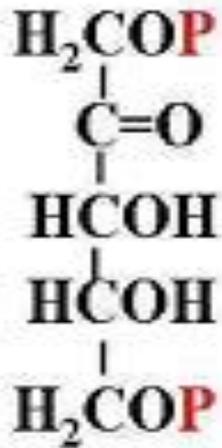
- ❖ 碳同化：将 CO_2 还原成糖类的过程。从物质生产的角度来看，植物体干重**90%**以上的有机物都是通过碳同化转变而来。
- ❖ 特点：叶绿体基质中进行，不直接需光，酶参与反应。
- ❖ 途径：三条，以 C_3 途径为最基本途径，具备合成淀粉等产物的能力。

(一) C_3 途径—卡尔文循环 (Calvin cycle)

- ◆ 20世纪50年代由Calvin等人利用放射性同位素示踪和纸层析技术等发现，历时10年，故称卡尔文循环
- ◆ CO_2 受体是一种戊糖（核酮糖二磷酸RUBP），故又称还原戊糖磷酸途径RPPP
- ◆ CO_2 被固定形成的最初产物是三碳化合物，故称 C_3 途径
- ◆ C_3 途径分三个阶段：羧化、还原、再生

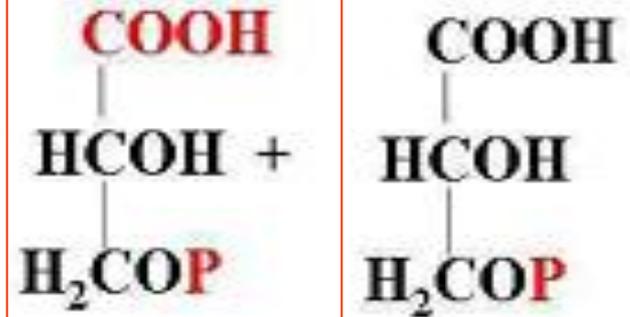
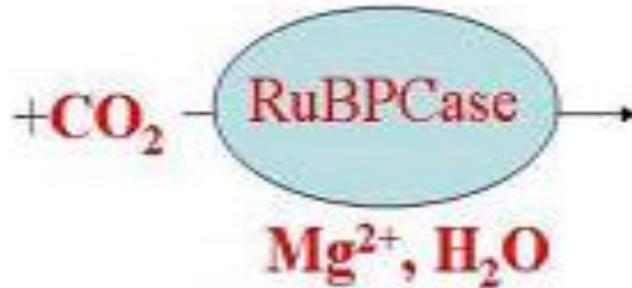
1. 羧化阶段

三碳化合物



RuBP

1、5-二磷酸核酮糖



2分子3-PGA

3-磷酸甘油酸

❖ CO_2 经过此阶段，固定成羧酸

2. 还原阶段



❖ 光暗反应的连接点

❖ 最初形成糖是PGAId

❖ CO₂一旦被还原到3-磷酸甘油醛，光合作用的储能过程便完成。



❖ **3-磷酸甘油醛（磷酸丙糖）** 可进一步变化，在叶绿体内形成**葡萄糖-6-磷酸**，然后合成**淀粉**，也可透出叶绿体，在细胞质中合成**蔗糖**。

❖ **磷酸丙糖**是光合作用合成的最初糖类。

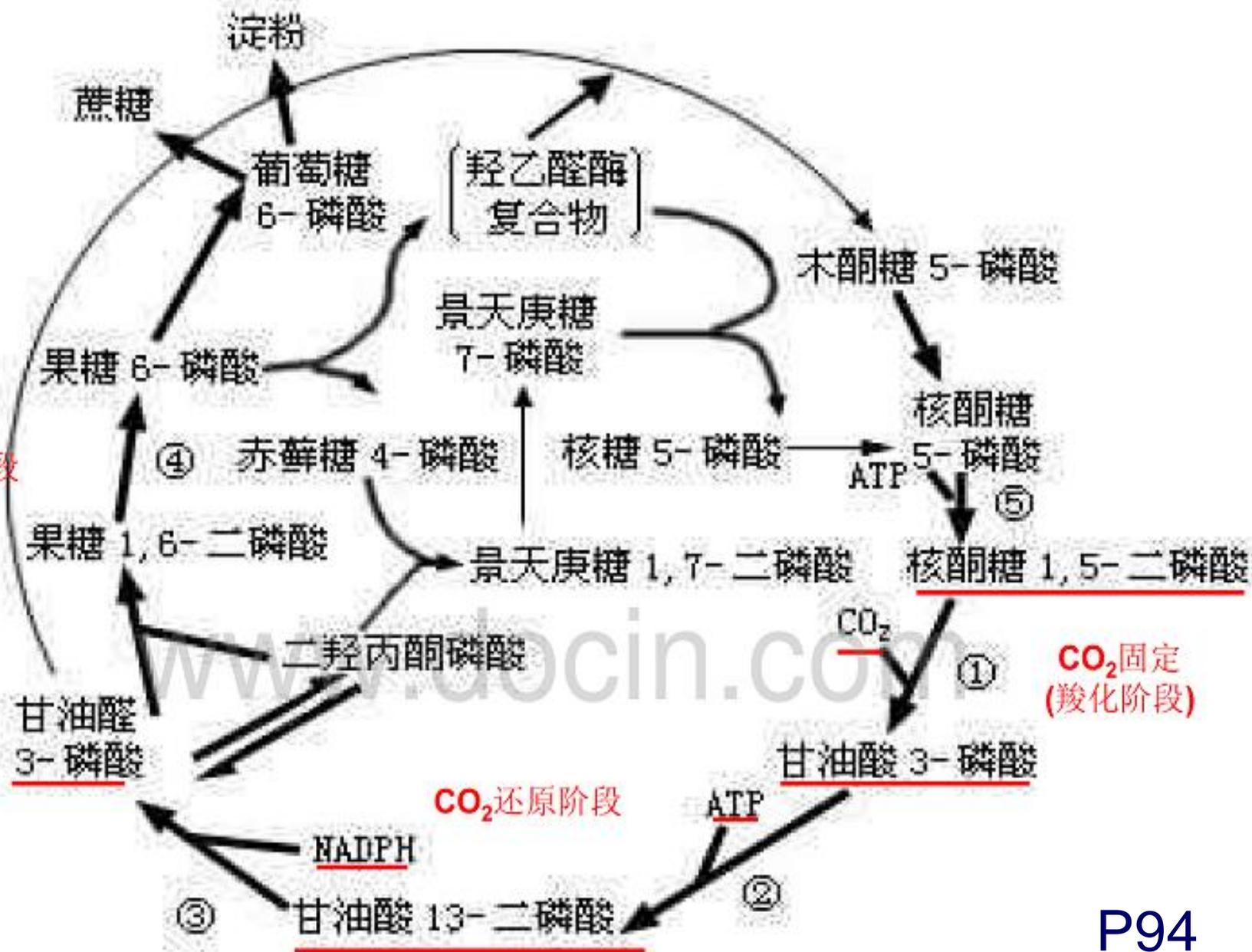
3. 再生阶段（更新阶段）

- ❖ 由PGA1d（GAP）经一系列转变重新合成CO₂受体RUBP的过程。
- ❖ 包括3-、4-、5-、6-、7-碳糖的一系列反应，最后由核酮糖-5-磷酸激酶（RU5PK）催化，并消耗1分子ATP，再形成RUBP，构成一个循环。

C₃

途
经

更新阶段



P94

卡尔文循环各主要反应示意图 (粗黑线表示 CO₂ 转变为蔗糖、淀粉的途径)

C₃途径总结

- ❖ CO₂受体RuBP，固定CO₂最初产物PGA，最初形成糖是PGAld
- ❖ 物质转化：要中间产物收支平衡，净得一个3C糖（磷酸丙糖GAP或DHAP），需羧化三次，即3RuBP固定3CO₂
- ❖ 能量转化：同化1CO₂，需3ATP和2NADPH，同化力消耗主要在还原阶段
- ❖ 总反应式：





问题：

- 在光照时间相等的条件下，间隙光照为什么比连续光照的光合速率高？（一般高**40%**）。
- 弱光下，提高温度不能增强光合作用，为什么？

4. C_3 途径的调节

(1)自身催化：中间产物是维持循环进行所必需，浓度的增加促进 C_3 循环的速率

- 当RUBP含量低时，最初同化 CO_2 形成的磷酸丙糖不运到别处，而用于RUBP的再生，以加速 CO_2 的固定；
- 当循环达到稳态后，磷酸丙糖才输出。 P95

(2) 光的调节

➤ 通过铁氧还蛋白-硫氧还蛋白(Fd-Td)系统：

光使酶的二硫基还原成硫氢基而活化

➤ 增加Rubisco活性：

光→Rubisco活化→Rubisco氨甲酰化→ Rubisco 活化

(3) 光合产物转运

磷酸转运体反向转运磷酸丙糖/Pi P96

1. C₄途径的反应步骤

(1) 羧化与还原

叶肉细胞细胞质：PEP羧化酶作用，固定CO₂为草酰乙酸OAA，OAA经NADP-苹果酸脱氢酶作用，被还原为苹果酸（Mal），但有些植物形成天冬氨酸（Asp）。 P97

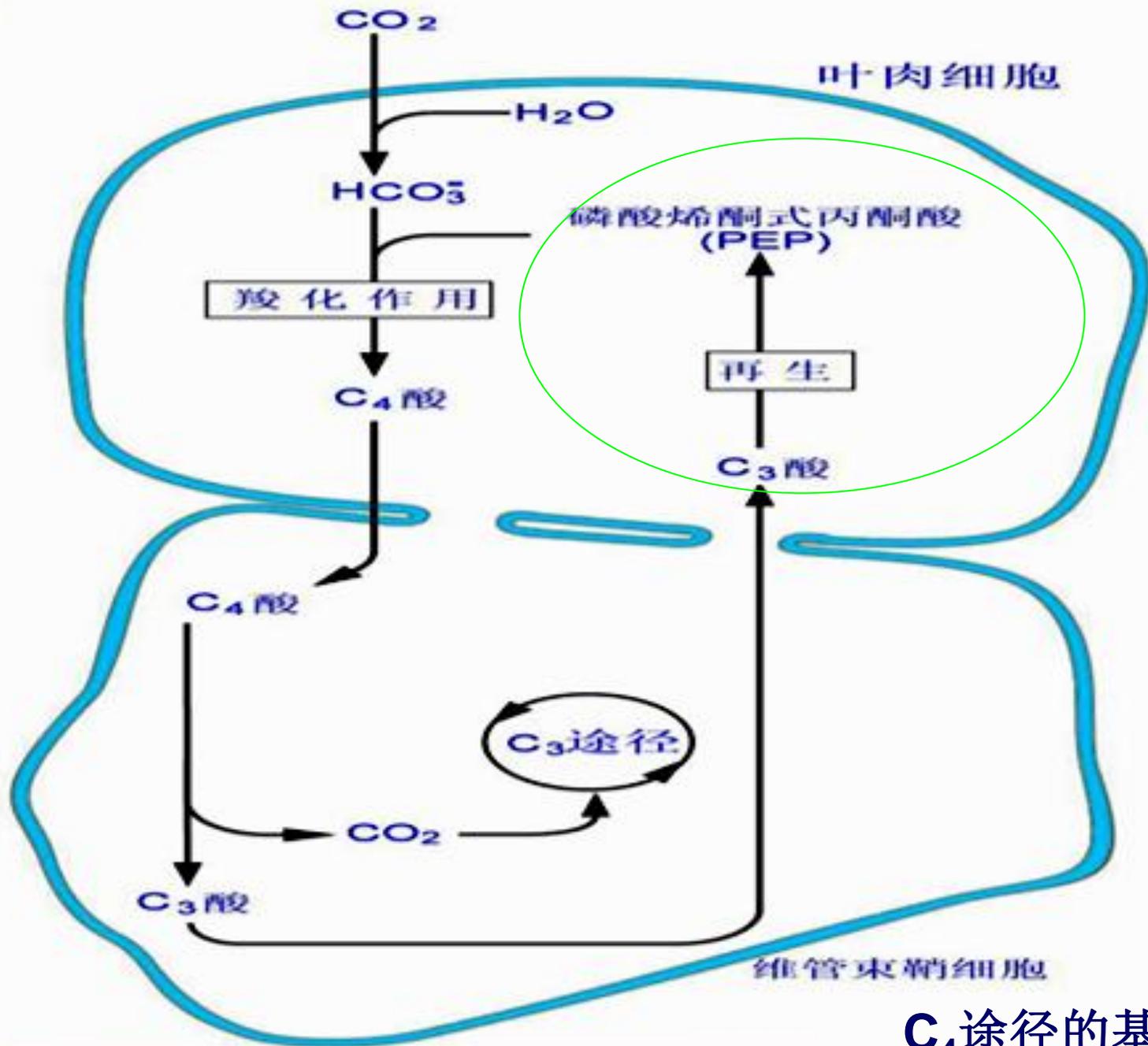
(2) 转移与脱羧

维管束鞘细胞：Mal和Asp在维管束鞘细胞中脱羧，形成丙酮酸或丙氨酸，放出CO₂。 P98

(3) 更新

叶肉细胞：丙酮酸（**Pyr**）或丙氨酸（**Ala**）等三碳酸再返回叶肉细胞，在叶绿体中，经过**PEP**双激酶催化和**ATP**作用，使**PEP**更新。

P98



C₄途径的基本反应

2. C₄途径的类型

❖ 根据进入维管束鞘细胞的C₄化合物种类和脱羧反应的酶和部位不同，C₄途径分为三种类型：

(1) NADP-苹果酸酶类型

➤ PEP → OAA → Mal (鞘细胞) → CO₂ + Pyr (叶肉细胞) → PEP

(2) NAD - 苹果酸酶类型

➤ PEP → OAA → Asp (鞘细胞) → → Pyr + CO₂ → ala (叶肉细胞) → PEP

(3) PEP羧化酶类型

➤ PEP → OAA → Asp (鞘细胞) → → ala、PEP (叶肉细胞) → PEP

C4途径的三种类型

类型	进入维管束鞘细胞的C ₄ 酸	脱羧部位	脱羧酶	返回叶肉细胞 C ₃ 酸	示例
NADP-苹果酸型	苹果酸	叶绿体	依赖NADP苹果酸酶	丙酮酸	玉米 甘蔗 高粱
NAD-苹果酸型	天冬氨酸	线粒体	依赖NAD苹果酸酶	丙氨酸	狗尾草 马齿苋
PEP羧化酶型	天冬氨酸	细胞质	PEP羧化酶	丙氨酸/丙酮酸	羊草/非洲鼠尾粟

❖ C_4 途径特点



- (1) CO_2 最初受体是PEP
- (2) 最初产物四碳二羧酸OAA
- (3) 在两种细胞中完成：叶肉细胞、鞘细胞
- (4) 起“ CO_2 ”泵作用，不能将 CO_2 转变为糖

3. C₄途径的调节

- ❖ 光：激活苹果酸脱氢酶和丙酮酸双激酶，正比
- ❖ 效应剂：调节PEP羧化酶，如G6P增加其活性，苹果酸抑制其活性
- ❖ 二价金属离子：C₄植物脱羧酶活化剂

(三) CAM途径—景天科酸代谢途径

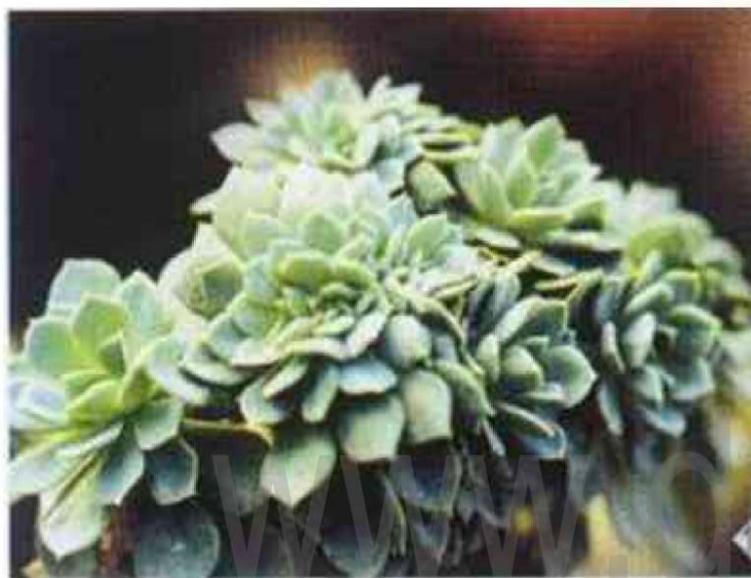
1. CAM过程

(1) CAM植物：多属肉质或半肉质植物，如景天、剑麻、仙人掌、菠萝、芦荟等，适应干旱条件。

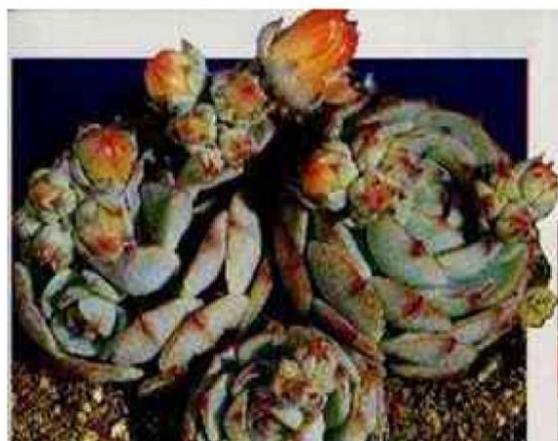
(2) 生理学特点：

- * 气孔夜间开放，吸收 CO_2 ，白天关闭
- * 绿色细胞有机酸含量夜间上升，白天下降
- * 细胞淀粉含量夜间下降，白天上升





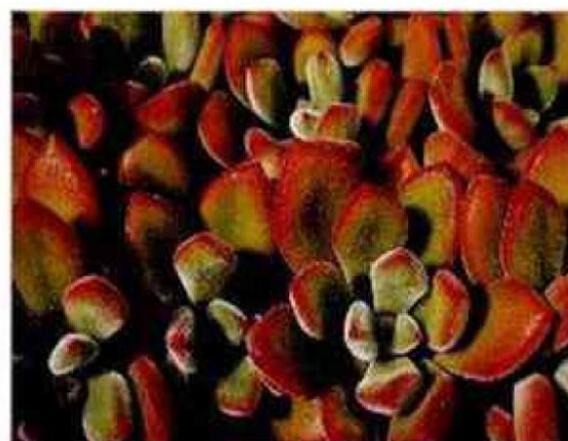
鸡冠掌



静夜

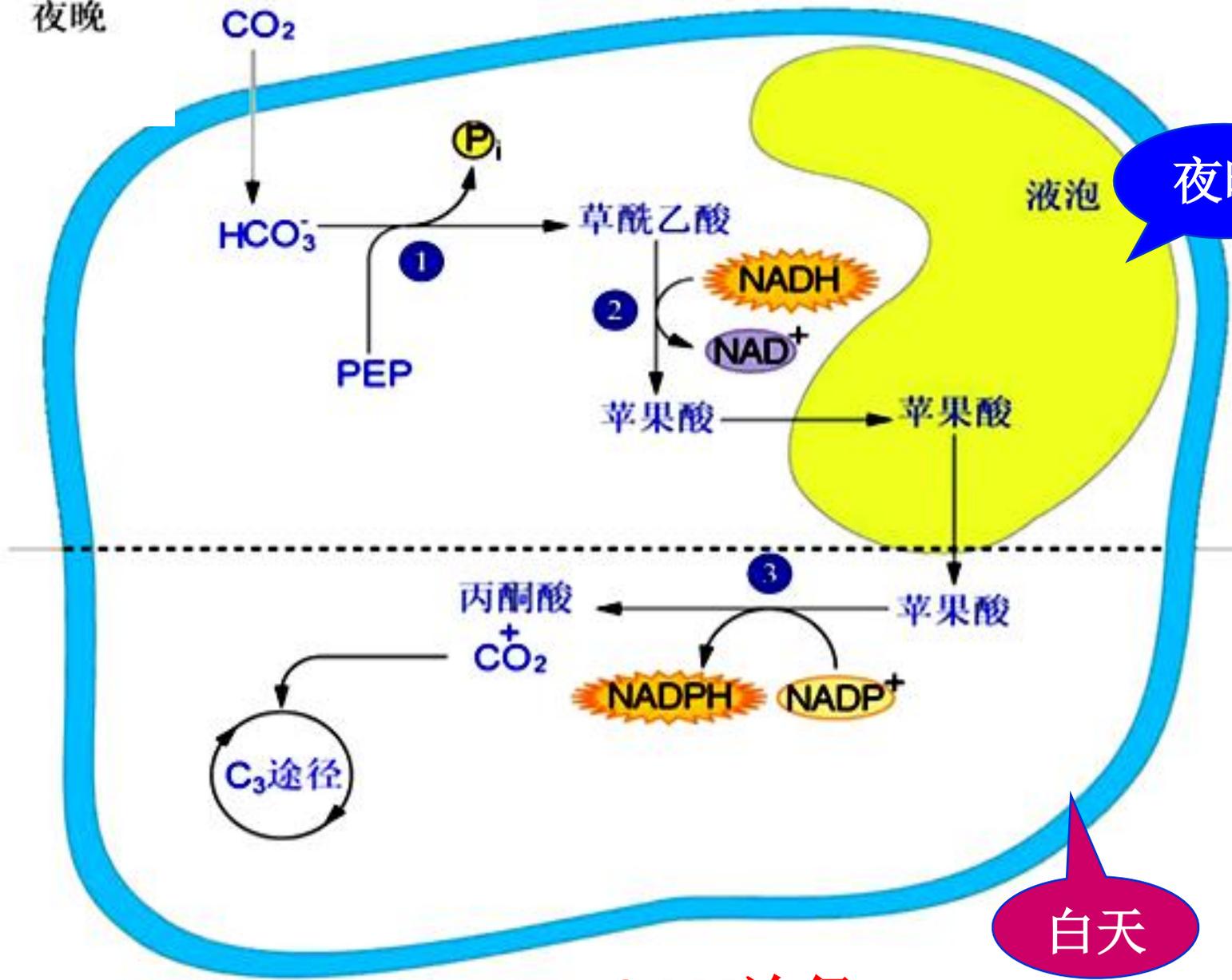


红司



锦晃星

夜晚



夜晚

白天

CAM途径

CAM途径与C₄途径比较



QQtu.cn

相同点:

- 只能固定CO₂，不能将CO₂还原为糖
- CO₂最初受体是PEP，最初产物是OAA
- 催化最初羧化反应的酶是PEP羧化酶

不同点:

- ❖ C₄途径羧化和脱羧在空间上分开
羧化——叶肉细胞、脱羧——鞘细胞
- ❖ CAM途径羧化和脱羧在时间上分开
羧化——夜晚、脱羧——白天

2. CAM的调节

- ❖ **短期调节**：**PEP羧化酶**夜间有活性，吸收固定 CO_2 ；**PEP脱羧酶**白天才有活性，释放 CO_2 ，进行光合作用，满足**CAM**昼夜调节的要求。
- ❖ **长期调节**：在长期（季节）的干旱条件下，某些兼性或诱导的**CAM**植物保持**CAM**类型；但在水分充足时，则转变为 C_3 类型，即气孔白天开放，夜晚关闭。**冰叶日中花**

景天科植物酸代谢的调节

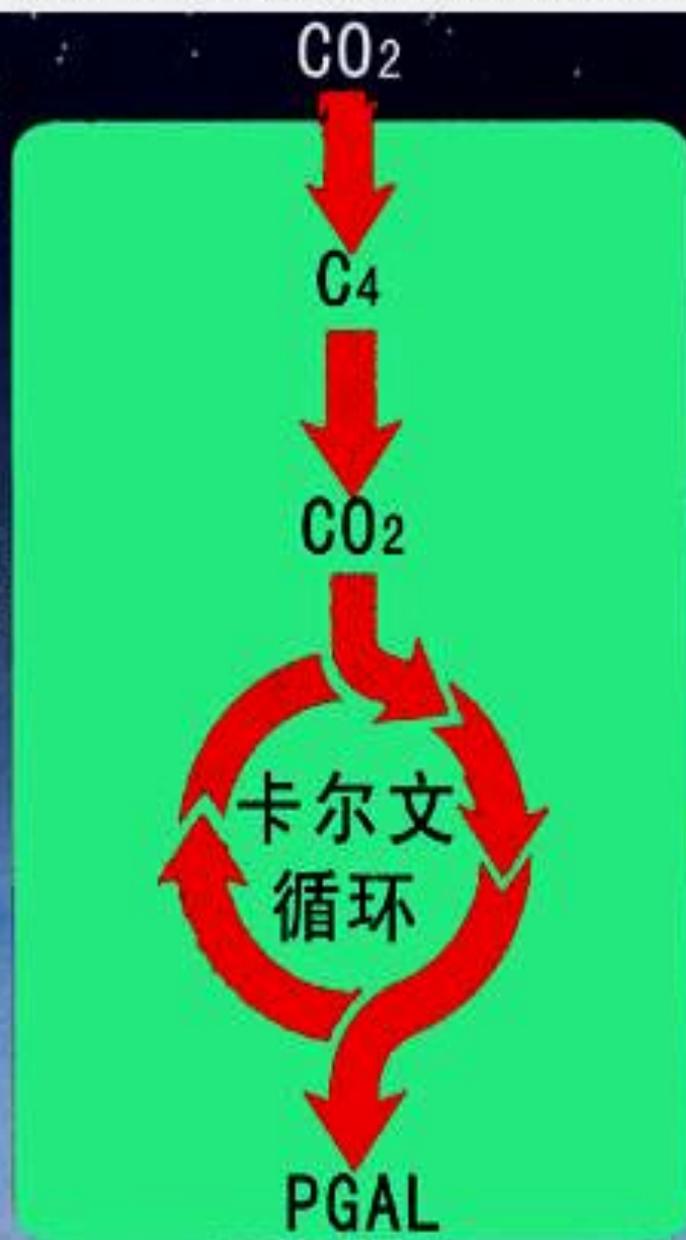
短期调节

气孔夜晚
开放，固
定 CO_2 ；
白天关闭
，释放
 CO_2 。

由PEP羧
化酶和脱
羧酶起调
节作用。

黑夜

白天



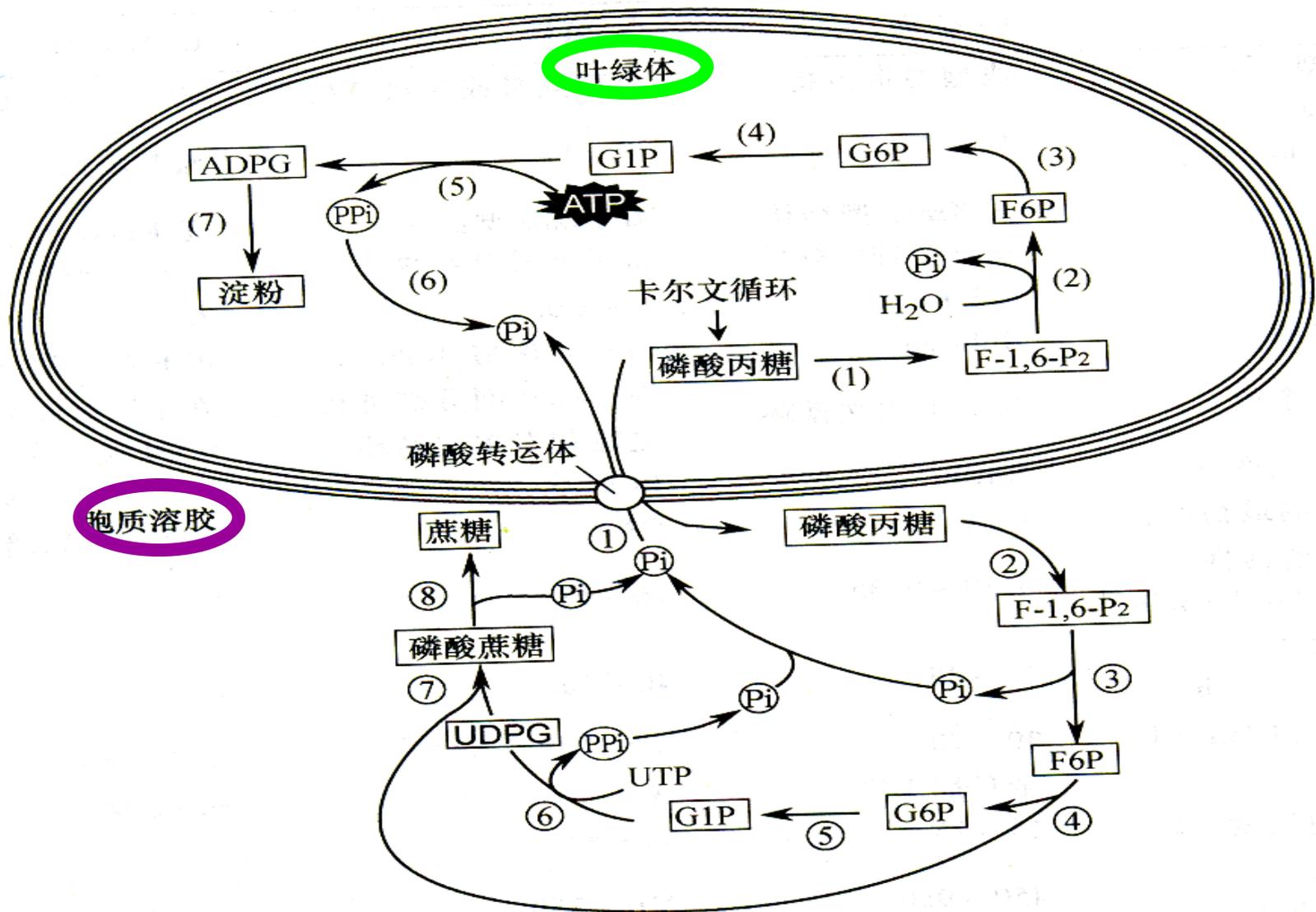
长期调节

干旱时，保
持CAM类型
；水分充足
时，转化为
 C_3 类型。

由PEP羧
化酶和脱
羧酶起调
节作用。

(四) 光合产物

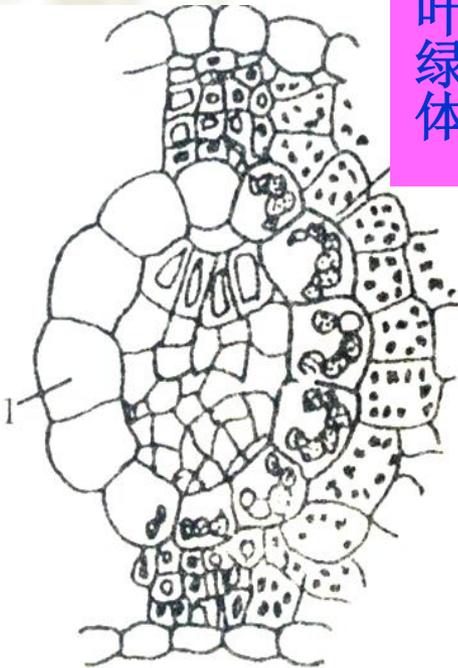
- 初级产物：磷酸丙糖等
- 直接产物：蔗糖、淀粉、有机酸、氨基酸、脂类、蛋白质，通过 $^{14}\text{CO}_2$ 供给小球藻实验得到



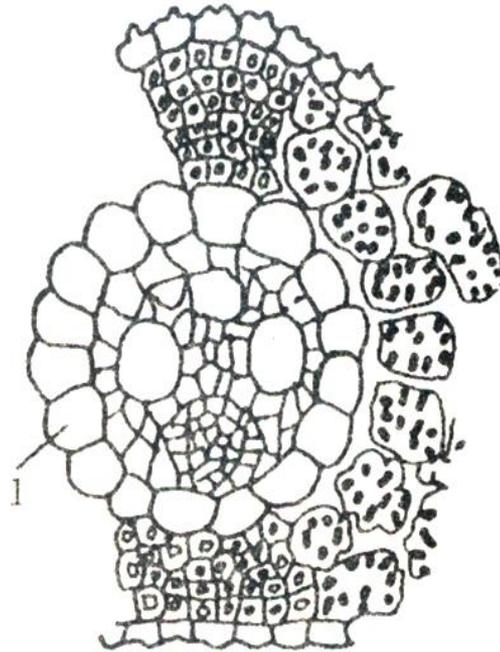
淀粉和蔗糖分别在叶绿体和细胞质中的合成

第四节 C_3 、 C_4 、CAM植物的光合特性比较

一. 叶片结构



玉米



水稻

C_4 植物: “花环”结构, 维管束鞘细胞大、内叶绿体数目少, 叶肉细胞内叶绿体数目多, 个体小, 能产生淀粉粒。

C_3 植物: 无花环结构, 叶肉细胞排列松, 维管束鞘薄壁细胞较小, 不含或很少叶绿体, 不形成淀粉粒。

二. 生理特性

C₄植物光合作用高于C₃的原因:

- 羧化酶活性: **PEP羧化酶 > RuBisco**
- 对CO₂亲和力: **PEP羧化酶 > RuBP**
- 光呼吸: **C₄植物光呼吸主要集中于维管束鞘细胞内,**
- 叶肉细胞内可再次被吸收利用。 **P106**

第五节 光呼吸

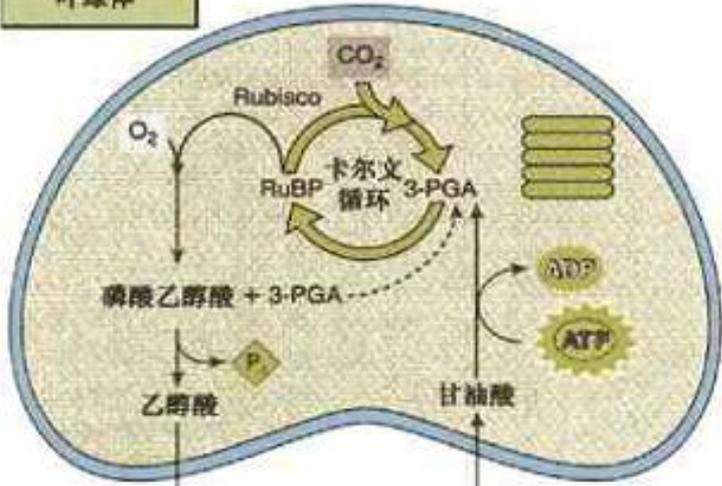
- ***光呼吸 (C₂环)** —植物绿色细胞依赖光照，吸收O₂释放CO₂的过程。
- ***高光呼吸植物**—具有明显的光呼吸。如小麦、大豆、烟草等C₃植物。
- ***低光呼吸植物**—光呼吸很微弱，几乎检测不出来。如高粱、玉米、甘蔗、苋菜等C₄植物。

一. 光呼吸途径 (乙醇酸代谢途径, C_2 途径)

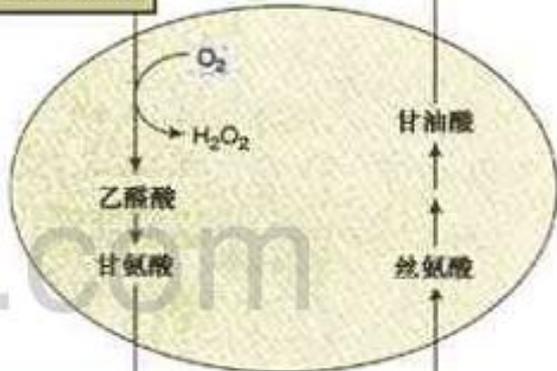
关键酶: 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶 (双功能)



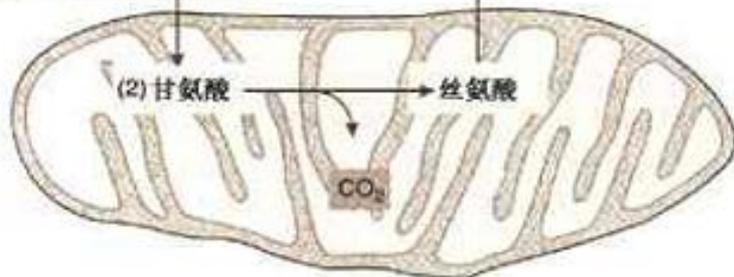
叶绿体



过氧化物酶体



线粒体



二. 光呼吸的生理功能

❖ 光呼吸消耗多余能量，保护叶绿体免受干旱、高温、强光破坏，避免产生光抑制。

❖ 回收碳素：Rubisco 双功能虽导致损失一些有机碳，但通过C2环可回收75%碳，避免损失过多。

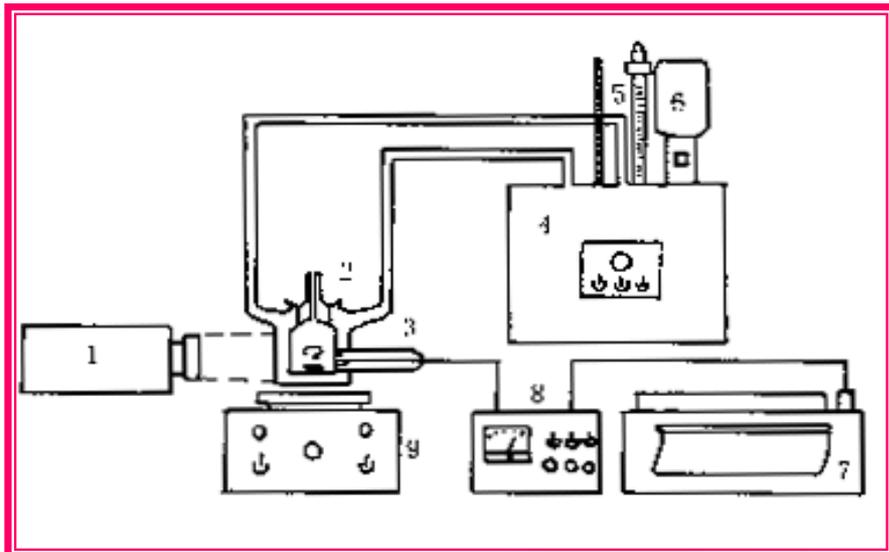
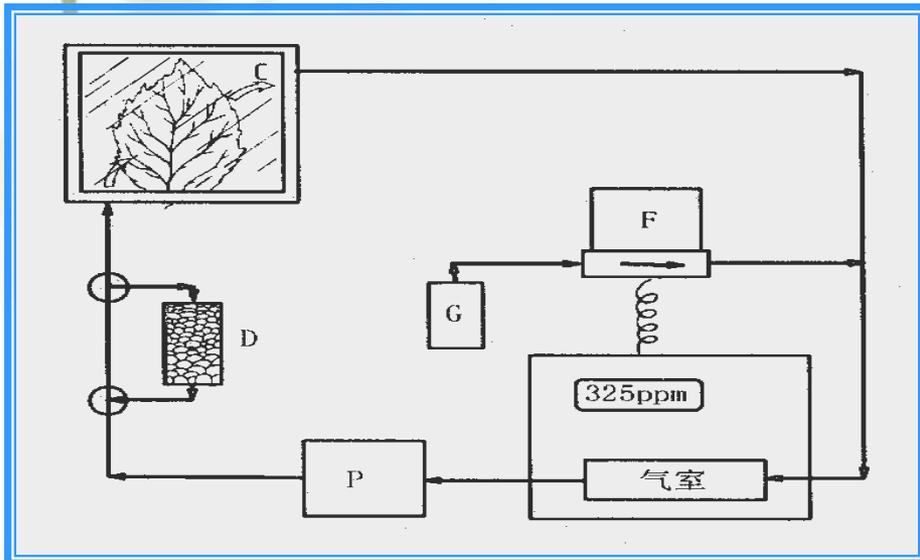
暗呼吸与光呼吸的区别

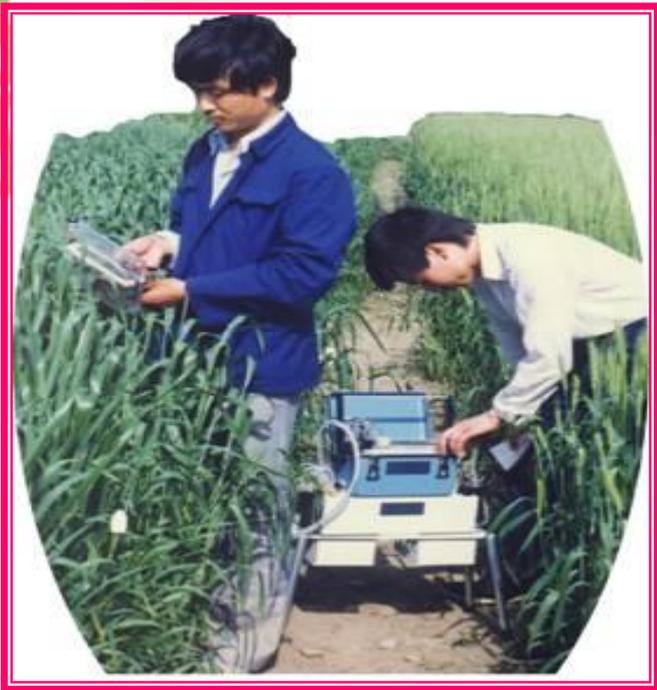
项目	暗呼吸	光呼吸
对光的要求	光下、黑暗均可进行	只在光下 与光合作用同时进行
底物	糖、脂肪、蛋白质、有机酸	乙醇酸
进行部位	活细胞的细胞质→线粒体	叶绿体、过氧化体、 线粒体
呼吸历程	糖酵解→三羧酸循环→ 呼吸链→末端氧化	乙醇酸循环(C ₂ 循环)
能量状况	产生能量	消耗能量

第六节 影响光合作用的因素

- ▶ 植物的光合作用受内外因素的影响，而衡量内外因素对光合作用影响程度的常用指标是光合速率。
- ▶ 光合速率通常是指单位时间单位叶面积的 CO_2 吸收量或 O_2 的释放量，也可用单位时间单位叶面积上的干物质积累量来表示。
- ▶ 通常测定光合速率时没有把呼吸作用(光、暗呼吸)等因素考虑在内，因而所测结果实际上是表观光合速率或净光合速率，如把表观光合速率加上光、暗呼吸速率，便得到总光合速率或真光合速率。

测定光合速率的方法





LI-6200光合作用分析系统



LCA-4光合作用分析系统

这些仪器能单人提着携带到野外工作，能测定光合速率、呼吸速率、蒸腾速率、气孔导度等植物的生理参数，同时还能测定环境中光强、温度、湿度等参数，操作十分方便，用叶室夹一片叶，在操作面板上按一下键，在数分钟内就能把上述参数测完并储存好。

一. 外界条件对光合速率的影响

1. 光照

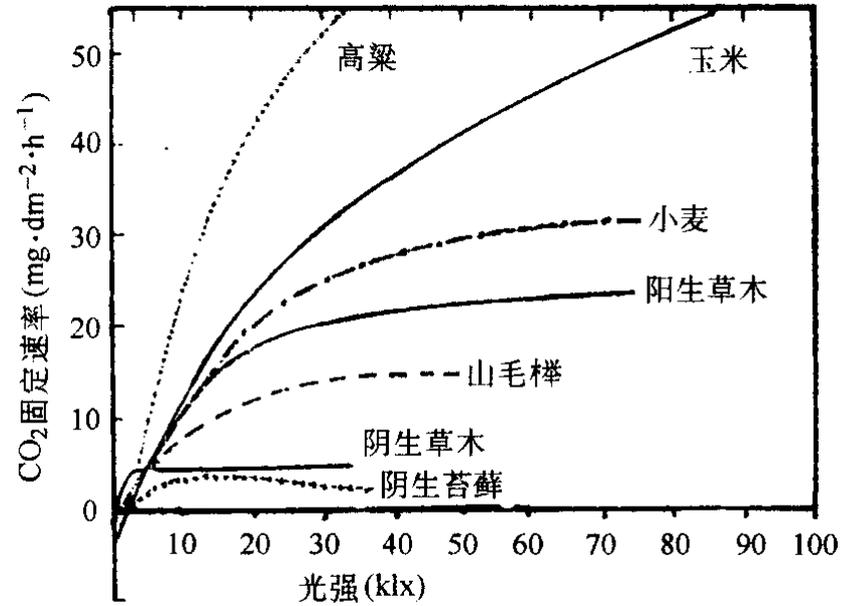
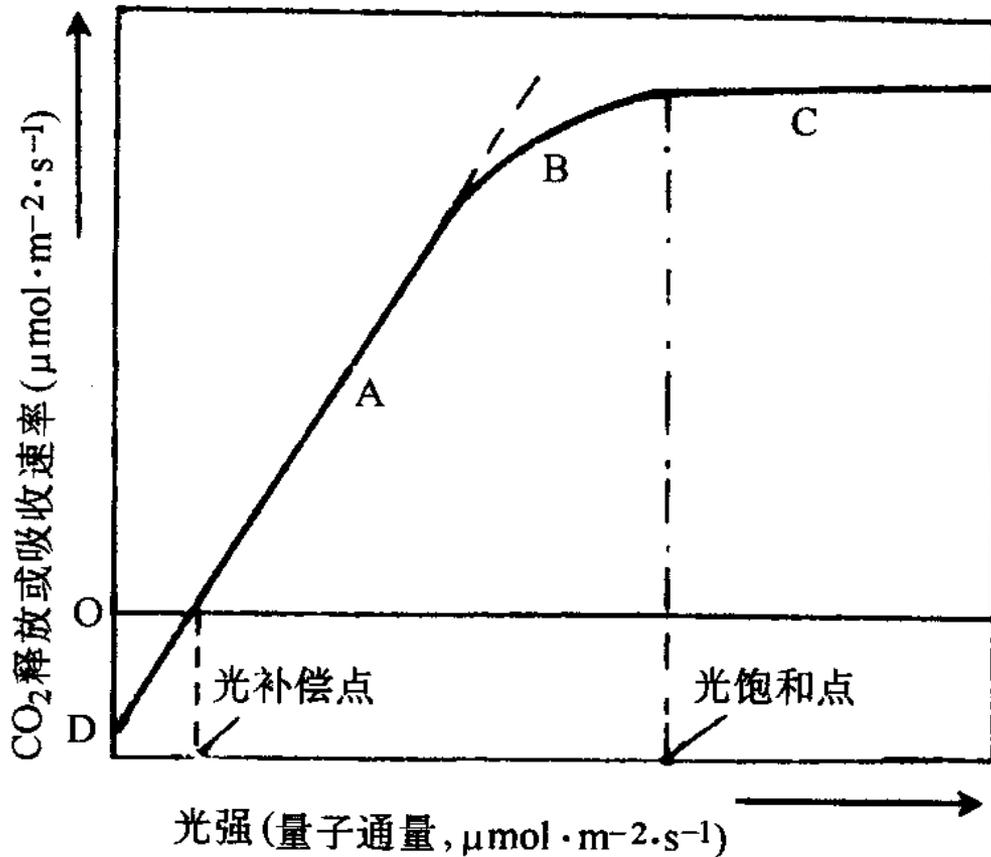
(1) 光质：红光 > 蓝紫光 > 绿光

(2) 光强

❖ 光饱和点：指增加光照强度而光合作用不再增加时的光照强度。阳生 > 阴生， $C_4 > C_3$ 单叶与群体

❖ 光补偿点：光合作用吸收 CO_2 量与呼吸作用释放 CO_2 量相等时的光照强度。

阳生植物 > 阴生植物， C_3 植物 > C_4 植物



不同植物的光强—光合曲线

光强—光合曲线图解

- A. 比例阶段 B. 比例向饱和过渡阶段
C. 饱和阶段

强光伤害 - 光抑制

- 光能不足可成为光合作用的限制因素；
光能过剩也会对光合作用产生不利的影响。
- 光合作用的光抑制：强光引起光合机构光合活性降低的现象。轻者使植物光合速率暂时降低，重者叶片变黄，光合活性丧失。如晴天中午，很多C₃植物出现光抑制。
- 大田作物由光抑制而降低的产量可达15%以上。

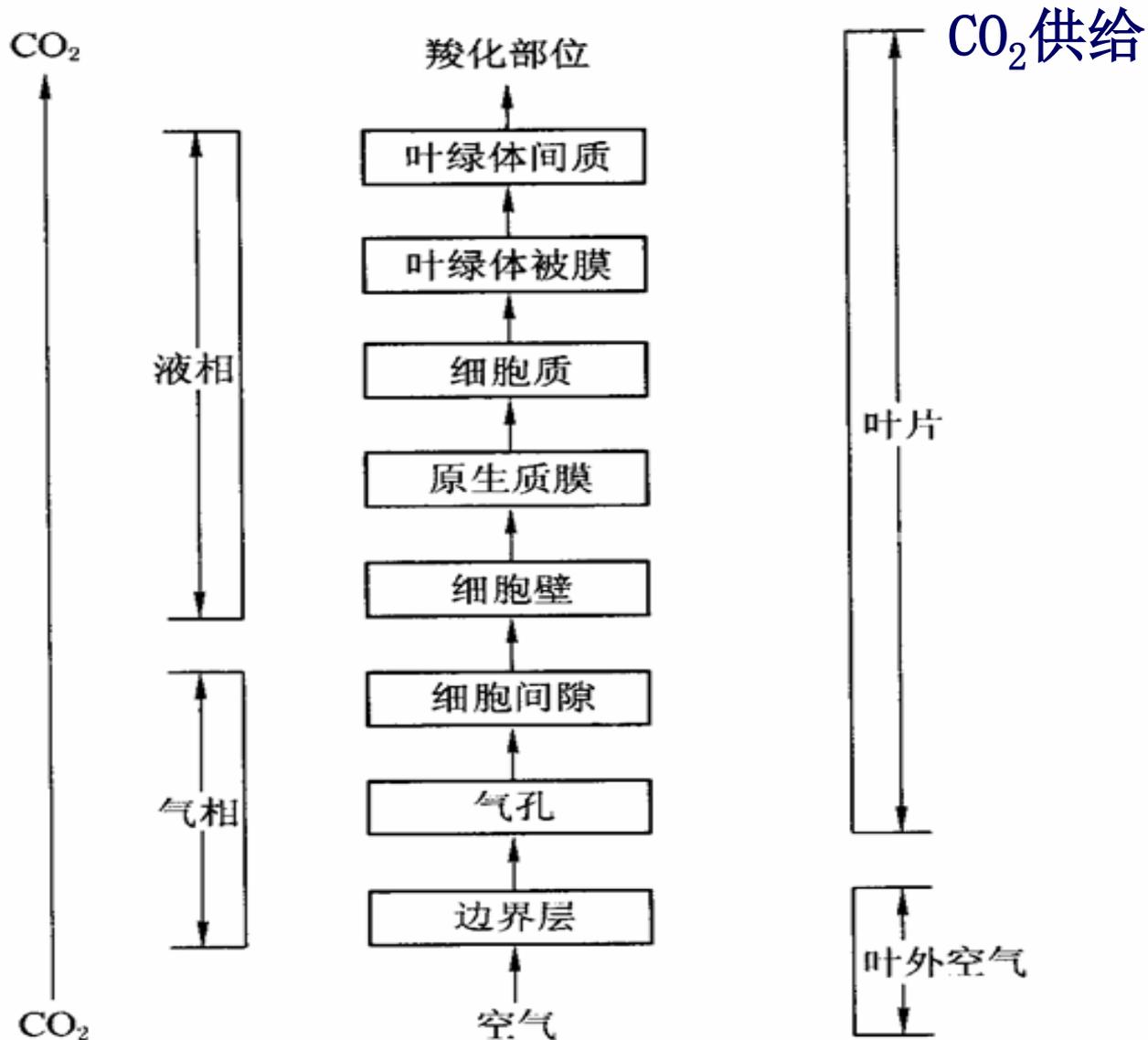
2. CO₂

CO₂补偿点：光合速率与呼吸速率相等时外界环境中CO₂浓度。

CO₂饱和点：当光合速率开始达到最大值时(P_m)的外界CO₂浓度。



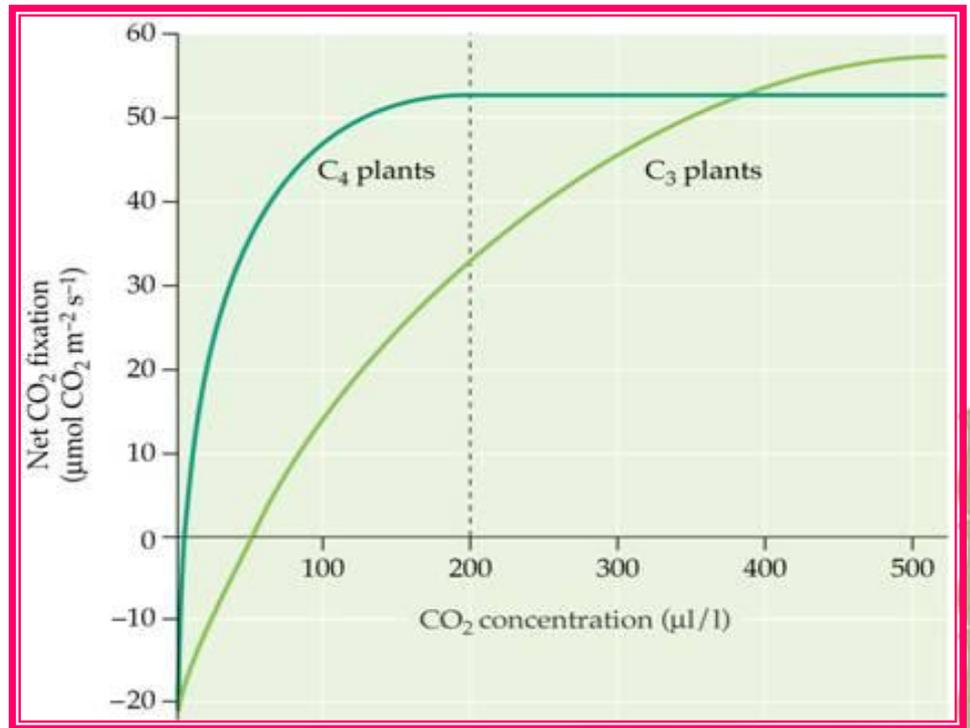
扩散动力：
凡能提高 CO_2
浓度差和减少
阻力的因素都
可促进 CO_2 流
通而提高光合
速率。



CO_2 从叶外空气向叶内羧化部位扩散途径的阻力

C₃植物与C₄植物CO₂光合曲线

可以看出：C₄植物的CO₂补偿点低，在低CO₂浓度下光合速率的增加比C₃快，CO₂的利用率高；



- C₄植物CO₂饱和点比C₃植物低，在大气CO₂浓度下就能达到饱和；而C₃植物CO₂饱和点不明显，光合速率在较高CO₂浓度下还会随浓度上升而提高。
- C₄植物CO₂饱和点低的原因：可能与C₄植物的气孔对CO₂浓度敏感有关，即CO₂浓度超过空气水平后，C₄植物气孔开度就变小。另外，C₄植物PEPC的K_m低，对CO₂亲和力高，有浓缩CO₂机制，这些也是C₄植物CO₂饱和点低的原因。

3. 温度

温度三基点：最高、最适、最低温

在自然的二氧化碳浓度和光饱和条件下，不同植物光合作用的温度三基点 (°C)

(W. Larcher, 1980)

植 物 类 群	最低温度 (冷限)	最适温度	最高温度 (热限)
草本植物：热带 C ₄ 植物	5~7	35~45	50~60
C ₃ 农作物	-2~0	20~30	40~50
阳生植物 (温带)	-2~0	20~30	40~50
阴生植物	-2~0	10~20	约为 40
CAM 植物 (夜间固定 CO ₂)	-2~0	5~15	25~30
春天开花植物和高山植物	-7~-2	10~20	30~40
木本植物：热带和亚热带常绿阔叶乔木	0~5	25~30	45~50
干旱地区硬叶乔木和灌木	-5~-1	15~35	42~55
温带冬季落叶乔木	-3~-1	15~25	40~45
常绿针叶乔木	-5~-3	10~25	35~42

光合作用的温度范围和三基点

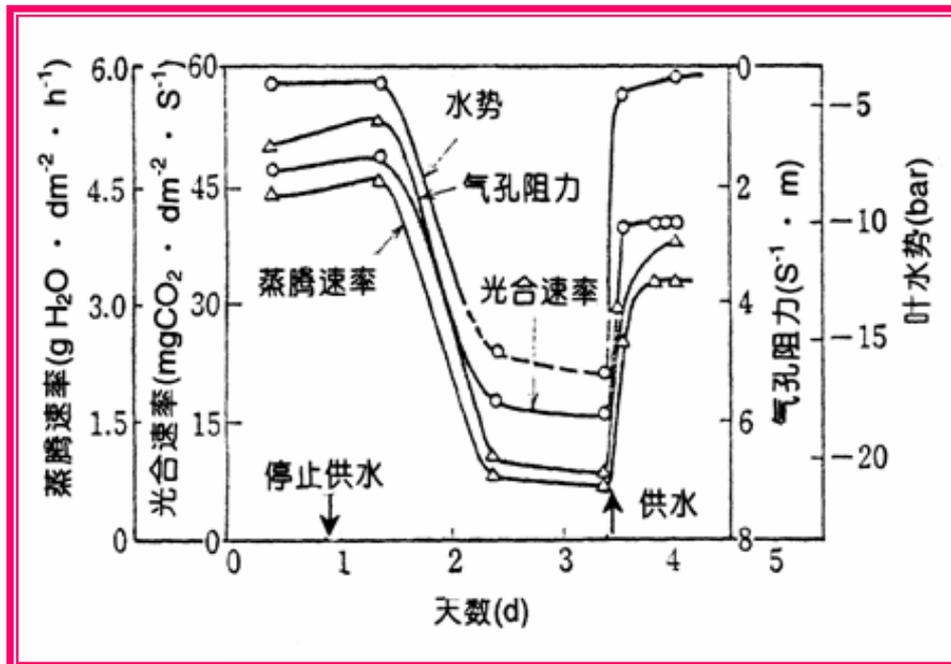
三基点	定义	抑制光合的原因或范围
最低温度 (冷限)	该低温下表观光合速率为零(0℃)	低温时膜脂呈凝胶相； 叶绿体超微结构受到破坏酶促反应缓慢，气孔开闭失调。
最高温度 (热限)	该高温下表观光合速率为零(45℃)	膜脂与酶蛋白热变性，使光合器官损伤，叶绿体中的酶钝化； 高温刺激了光暗呼吸，使表观光合速率下降。
最适温度	能使光合速率达到最高的温度	C ₃ 阴生植物10~20 ℃ 一般C ₃ 植物20~30 ℃ C ₄ 植物 35~45 ℃

4. 水分

水分对光合作用的影响有直接的也有间接的原因。直接的原因是水为光合作用的原料。但是用于光合作用水不到蒸腾失水的1%，因此缺水影响光合作用主要是间接的原因

水分亏缺会使光合速率下降。在水分轻度亏缺时，供水后尚能使光合能力恢复，倘若水分亏缺严重，供水后叶片水势虽可恢复至原来水平，但光合速率却难以恢复至原有程度。

因而在水稻烤田，棉花、花生蹲苗时，要控制烤田或蹲苗程度，不能过头。



向日葵在严重水分亏缺时以及在复水过程中叶水势、光合速率、气孔阻力、蒸腾速度的变化

5. 矿质营养

(1) 叶绿体结构的组成成分 如N、P、S、Mg是叶绿体中构成叶绿素、蛋白质、核酸以及片层膜不可缺少的成分。

(2) 电子传递体的重要成分 如PC中含Cu，Fe-S中心、Cytb、Cytf和Fd中都含Fe，放氧复合体不可缺少 Mn^{2+} 和 Cl^{-} 。

(3) 磷酸基团的重要作用 构成同化力的ATP和NADPH，光合碳还原循环中所有的中间产物，合成淀粉的前体ADPG，以及合成蔗糖的前体UDPG，这些化合物中都含有磷酸基团。

(4) 活化或调节因子 如Rubisco，FBPase等酶的活化需要 Mg^{2+} ；Fe、Cu、Mn、Zn参与叶绿素的合成； K^{+} 和 Ca^{2+} 调节气孔开闭；K和P促进光合产物的转化与运输等。

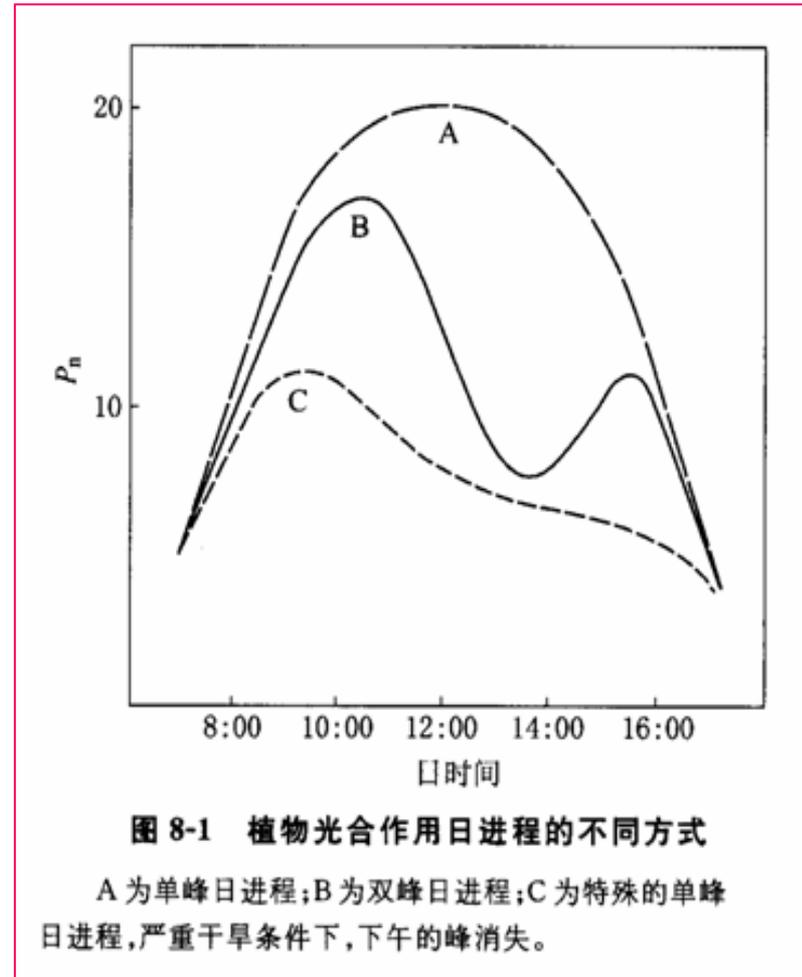
6. 光合速率的日变化

▶一天中，外界的光强、温度、土壤和大气的湿度状况、空气中的 CO_2 浓度、气孔开度等都使光合速率发生日变化，其中光强影响最大。

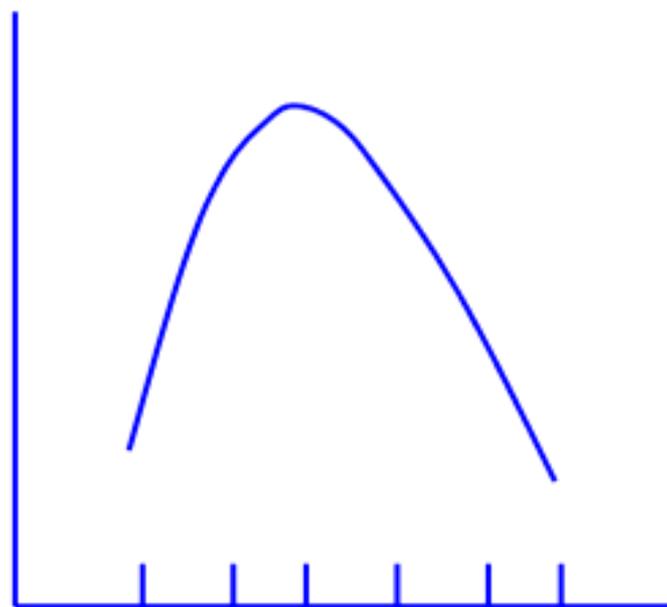
▶单峰曲线：无云晴天。光合速率变化为日出后光合速率逐渐提高，中午前达到高峰，以后逐渐降低。

▶不规则曲线：如果白天云量变化不定，则光合速率会随光强的变化而变化。

▶双峰曲线：高峰分别在上午和下午，中午前后有午休现象。水分供应紧张，气孔部分关闭所致。



相对光合速率

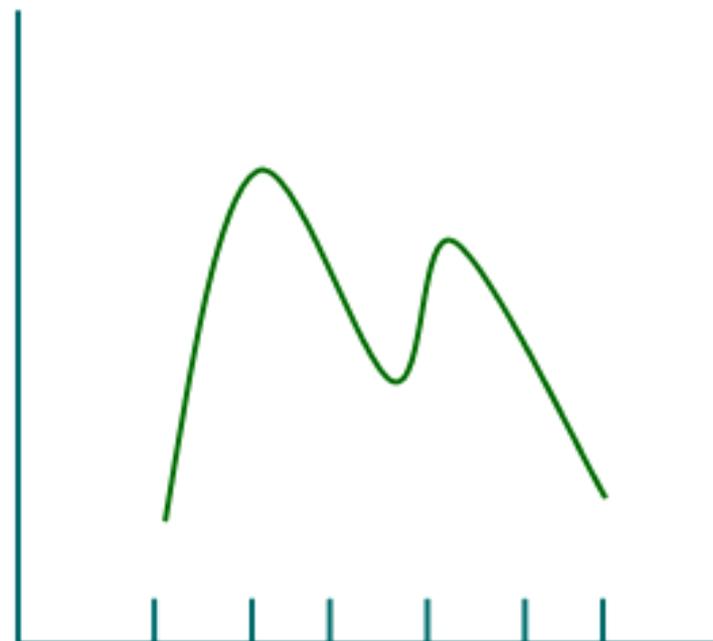


8 10 12 14 16 18

Day time

温暖、晴朗、水分充足

相对光合速率



8 10 12 14 16 18

Day time

高温、高光强

第七节 植物对光能的利用

概念

一. 植物的光能利用率

是指植物光合作用所累积的有机物所含的能量，占照射在单位地面上的日光能量的比率。

❖ 转化、贮存于糖类的能量约1~5%



总太阳能 (100%)

不能被太阳吸收的光 (60% 散失)

40%

反射和透射 (8% 损耗)

32%

热散失损失 8%

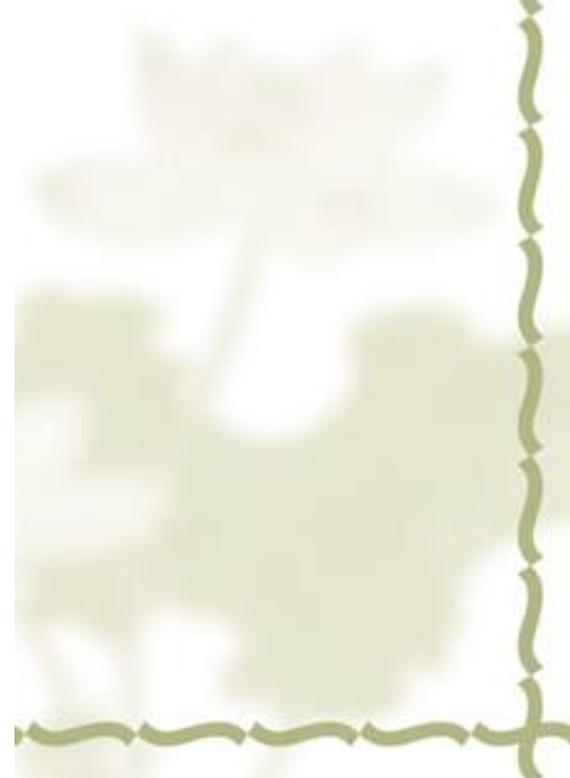
24%

代谢能耗损失 19%

5%

碳水化合物

光能利用率
为什么这么低?



从理论上证明光能利用率可达10%以上

- ❖ 已知释放1分子 O_2 ，需要8~10光量子，产生 $2NADPH + H^+$
- ❖ 同化1分子 CO_2 需要 $2NADPH + H^+$ ，所以需要8~10光量子，如果按10个光量子计算，产生1分子葡萄糖，需要同化6分子 CO_2 ，需要吸收的能量是 $10 \times 6 \times 70 \times 4.18KJ$ （以紫光计算），共需要吸收17556KJ的能量。1分子葡萄糖彻底氧化分解释放的能量为 $686 \times 4.18KJ = 2867KJ$ ，则光能利用率为 $2867/17556 \approx 16\%$ 。

经济系数 = 经济产量 / 生物产量

**经济产量 = (光合面积 X 光合强度 X 光合时间 -
呼吸消耗) X 经济系数**



二. 提高光能利用率的途径

1. 增加光合面积：合理密植、改变株型

2. 延长光合时间：

(1) 提高复种指数：全年内农作物收获面积对耕地面积之比，通过轮种、间种、套种

(2) 补充人工光照

3. 提高光合效率

(1) 增加 CO_2 浓度。如何增加大田中 CO_2 浓度？

(2) 喷施亚硫酸氢钠溶液：1~2mmol/L

可能促进PS I 的环式光合磷酸化传递而增加ATP形成。

总结

➤ 名词:

光合作用，聚光色素，原初反应，希尔反应，光合链，光合磷酸化，同化力，卡尔文循环，光呼吸，光饱和点，**CO₂补偿点**，光能利用率

➤ 掌握:

光合作用的重要性；叶绿体及其色素；光合作用的过程；光呼吸；影响光合作用的因素；植物对光能的利用。

➤ 重点:

光合作用机理；影响光合作用的因素；光合作用与植物产量的关系。

➤ 难点: 光合磷酸化机理。

小结

- 光合作用是光合生物利用光能同化 CO_2 生成有机物的过程。植物的光合作用能氧化水而释放氧气，它在光能转化、有机物制造和环境保护等方面都有巨大的作用。
- 叶绿体是进行光合作用的细胞器。类囊体是光反应的场所，其膜上存在PS I、PS II、Cyt b_6/f 、ATP酶四类蛋白复合体。基质是暗反应的场所，内含同化 CO_2 的全部酶类。高等植物的光合色素有两类：(1) 叶绿素，主要是叶绿素a和叶绿素b；(2) 类胡萝卜素，其中有胡萝卜素和叶黄素。叶绿素生物合成的起始物是 δ -氨基酮戊酸，该合成过程要有光照，并受温度和矿质元素等的影响。

➤ 根据能量转变的性质将光合作用分为三个过程：
(1) 光能的吸收、传递和转换，由原初反应完成；
(2) 电能转变为活跃的化学能，由电子传递和光合磷酸化完成；
(3) 活跃化学能转变为稳定的化学能，由碳同化完成。

➤ 原初反应在光合作用中心进行，包括天线色素吸收光能，通过分子间诱导共振方式传递，把光能传给反应中心色素；受光激发的反应中心色素发生光氧化还原反应，其结果使反应中心发生电荷分离，产生的高能电子用于驱动光合膜上的电子传递。

- ❖ 电子传递是在光合膜上的电子或质子传递体中进行的，非环式电子传递是按

$\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{PS II} \rightarrow \text{PQ} \rightarrow \text{Cytb6/f} \rightarrow \text{PC} \rightarrow \text{PS I} \rightarrow \text{Fd} \rightarrow \text{FNR} \rightarrow \text{NADP}^+$ 的顺序进行。

- 电子传递引起水氧化放氧， NADP^+ 还原，同时使基质中 H^+ 向类囊体膜内转移，形成质子动力。依质子动力， H^+ 由膜内向膜外流经ATP酶时会偶联ATP的生成。ATP与NADPH合称同化力，用于 CO_2 的同化。
- ❖ Rubisco具有羧化与加氧双重功能， O_2 和 CO_2 互为羧化反应和加氧反应的抑制剂。

- ❖ 碳同化的生化途径有**C₃**途径、**C₄**途径与**CAM**途径。
- ❖ **C₃**途径是碳同化的基本途径，分为羧化、还原和再生阶段，固定**CO₂**的酶为**Rubisco**。
- ❖ 每同化1个**CO₂**要消耗3个**ATP**与2个**NADPH**。初产物为磷酸丙糖，它可运出叶绿体，在细胞质中合成蔗糖，也可在叶绿体中合成淀粉。

- C_4 途径需经过两种光合细胞，即在叶肉细胞的细胞质中，由PEPC催化羧化反应，形成 C_4 二羧酸， C_4 二羧酸运至维管束鞘细胞脱羧，释放的 CO_2 再由 C_3 途径同化。根据形成 C_4 二羧酸的种类以及参与脱羧反应的酶类，可将 C_4 途径分为NADP-ME、NAD-ME和PCK三种类型。
- CAM途径的特点：晚上气孔开启，在叶肉细胞质中由PEPC固定 CO_2 ，形成苹果酸；白天气孔关闭，苹果酸脱羧，释放的 CO_2 由Rubisco羧化。

- 光呼吸是与光合作用随伴发生的吸收 O_2 和释放 CO_2 的过程。
- 整个途径要经过三种细胞器，即在叶绿体中合成乙醇酸，在过氧化体中氧化乙醇酸，在线粒体中释放 CO_2 。
- 由于光呼吸与光合作用两者的底物均起始于RuBP，且都受Rubisco催化，因此，两者的活性比率取决于 CO_2 和 O_2 的浓度比例。在 O_2 和 CO_2 并存的环境中，光呼吸是不可避免的。光呼吸释放的 CO_2 可被光合再固定。

➤ 由于PEPC对CO₂的亲合力高，且C₄途径的脱羧使BSC中CO₂浓度提高，所以这就促进了Rubisco的羧化反应，抑制了Rubisco的加氧反应；另外，BSC中即使有光呼吸的CO₂释放，也易于被再固定。因此C₄植物的光呼吸低，光合速率高。

➤ 光合作用的进行受内外因素的影响，主要外因有光照、CO₂浓度、温度和N素。在适度范围内提高光强、CO₂浓度、温度和叶片含N量能促进光合作用。

➤ 光能利用率是指植物光合产物中贮存的能量占光能投入量的百分比。按理论计算可达15%，而目前高产田为1%~5%。采用延长光照时间，增加光合面积，延长照光时间，就能提高作物光合产量。