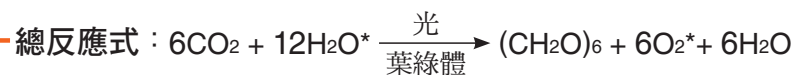


概念分析

光合作用



在葉綠體的類囊體膜上進行

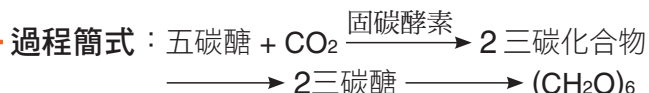
吸收光能的單位：光系統——PSI、PSII

過程：光合色素吸收光能 → 水的分解 → 電子傳遞鏈
→ 合成 ATP 與 NADPH

碳反應

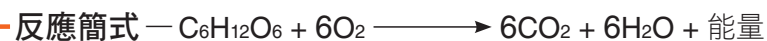
在葉綠體的基質進行，又稱「卡爾文循環」

利用光反應產生的 ATP 與 NADPH，將 CO_2 固定成醣類



細胞呼吸

細胞內進行氧化還原反應以獲得 ATP

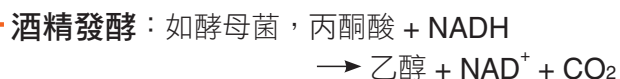


有氧呼吸 — 在細胞質與粒線體中進行

過程：糖解作用 → 克氏循環 → 電子傳遞鏈

無氧呼吸

O_2 供應不足時，在細胞質將糖解作用產生的丙酮酸轉變為乙醇或乳酸



能量的使用 與生命的維持

生合成 — ATP 提供生合成所須的能量

主動運輸 — ATP 提供運輸蛋白進行主動運輸所需的能量

重點整理

一 光合作用

(一) 定義

植物利用光能將二氧化碳合成醣類。

(二) 場所

葉綠體，為具有內膜與外膜之雙層膜胞器，內膜之內包含類囊體及基質。

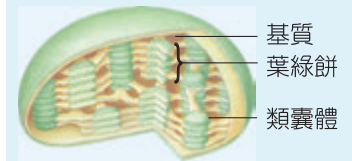
葉綠體構造

類囊體

1. 為膜狀構造，膜上具有許多 ① 光合色素、② 電子載體 與 ATP 合酶
2. 由許多類囊體堆疊形成的餅狀構造，稱為 ③ 葉綠餅

基質

為葉綠體內液體的部分，含有許多酵素，填充於葉綠餅之間



(三) 過程

分為光反應與碳反應。

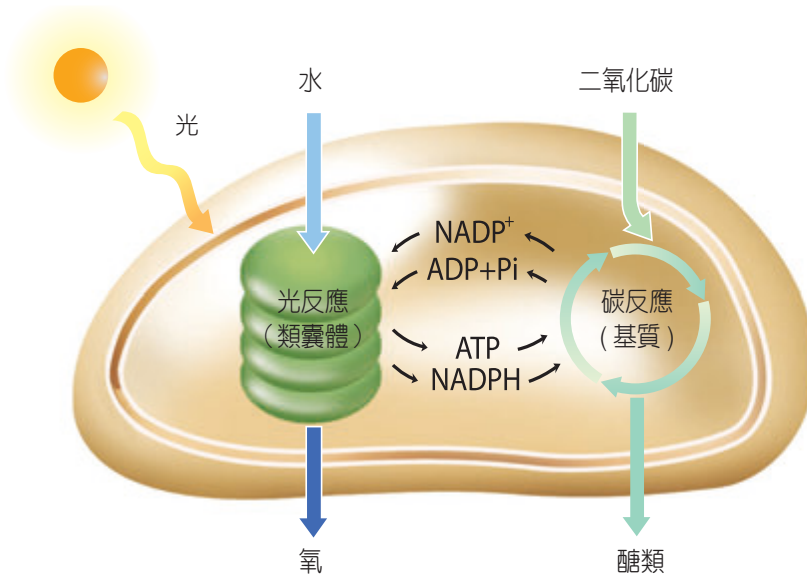


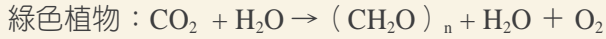
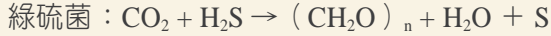
圖2-1 光合作用的過程



補充資料

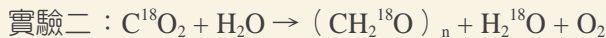
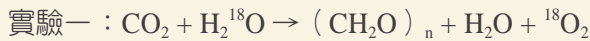
光合作用所產生的氧來自於CO₂？還是H₂O的分解？

美國科學家范尼爾發現綠硫菌也可以行光合作用，綠硫菌利用 H₂S，將 CO₂ 固定產生醣類，並產生固體的硫 (S)，比較綠硫菌與綠色植物之光合作用的反應如下：



他推論「綠色植物行光合作用所產生的氧應來自於 H₂O 的分解，而非 CO₂」。

後來，有生物學家利用氧同位素 ¹⁸O，分別以 H₂¹⁸O 和 C¹⁸O₂ 供藻類行光合作用，進行追蹤實驗如下：



此二實驗結果可以證實：「光合作用所產生的氧來自於 H₂O 的分解」



光反應

光反應：過程包括光系統吸收光能、水的分解、電子的傳遞、合成 NADPH 與 ATP。

(一) 光合色素

分成葉綠素與類胡蘿蔔素二類。

	葉綠素		類胡蘿蔔素	
主要吸收	紅光、藍光		藍紫光	
成分	葉綠素 a	葉綠素 b	胡蘿蔔素	葉黃素
性質	1. 葉綠素 a 表示為將光能轉變為化學能的主要分子 2. 葉綠素 b 與類胡蘿蔔素均為 ④ 輔助色素 (又稱為天線色素)，可協助吸收光能，並將光能轉移給 ⑤ 葉綠素 a ，以進行光反應 3. 類胡蘿蔔素於光照過量時，可吸收光能，以保護葉綠素避免被強光破壞			



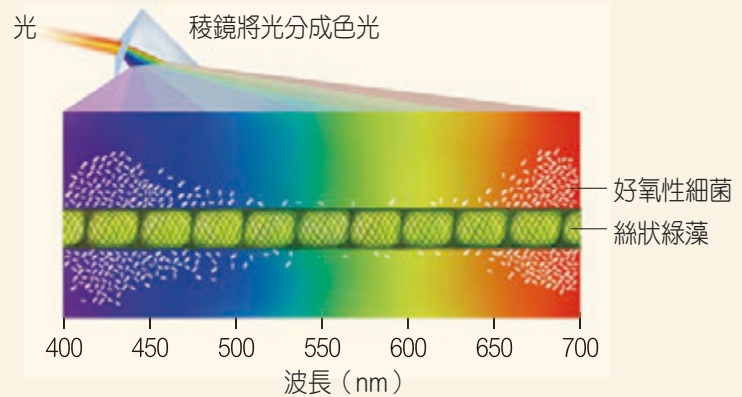
補充資料

光合作用的作用光譜

在 1880 年代，德國科學家英格曼設計了一個聰明的實驗，以測定各種不同波長色光的光合作用效率，如右圖所示。

他以絲狀綠藻為材料，在培養綠藻的水中加入好氧性細菌，再以稜鏡將光分成不同波長的色光照射綠藻，經過一段時間後，因為綠藻吸收各種波長的效率不同，所產生的氧氣量也不同，好氧性細菌會聚集於光合作用旺盛的綠藻絲狀體周圍，因為此處產生的氧氣較多，實驗結果發現「細菌主要聚集於照射紅光和藍紫光之絲狀體周圍」。

此實驗可以證明：紅光和藍紫光的光合作用效率最高。



(二) 光系統

1. 為葉綠體的類囊體膜上吸收光能的單位。
2. 光系統的構造包括：
 - (1) 反應中心—由葉綠素 a 與許多特定蛋白質組成，負責將光能轉變成化學能，如 P_{680} 、 P_{700} 。
 - (2) 輔助色素（天線色素）—位於反應中心之外的各式色素，如葉綠素 a、葉綠素 b 及類胡蘿蔔素等，負責協助吸收光能並傳遞至反應中心。
3. 依發現的先後順序而分為光系統 I 與光系統 II。

	光系統 I (PSI)	光系統 II (PSII)
反應中心	葉綠素 a ⑥ P_{700}	葉綠素 a ⑦ P_{680}
輔助色素	葉綠素 a、葉綠素 b 及 β 胡蘿蔔素	葉綠素 a、葉綠素 b 及葉黃素
吸光度最高的波長	700 nm (遠紅光)	680 nm (紅光)
發現先後	先	後
說明	1. P_{700} 與 P_{680} 的葉綠素 a 分子相同，但兩者所結合的蛋白質不同 2. 兩個光系統的色素分子分別吸收光能，再將光能傳遞給反應中心 P_{700} 與 P_{680} ，將 ⑧ 葉綠素 a 的電子激活成激態，而釋出高能電子至電子傳遞鏈	

(三) 電子傳遞鏈

1. 由位於類囊體膜上一系列的電子載體（電子攜帶者）所組成，可依序傳遞電子。
2. 電子傳遞方向：光系統的反應中心所釋出的高能電子（ e^- ），由較高能階的電子載體傳遞至較低能階的電子載體，電子載體的能階逐漸降低，並逐步釋出能量。如右圖所示，圖中 A、B、C、D 為電子載體。

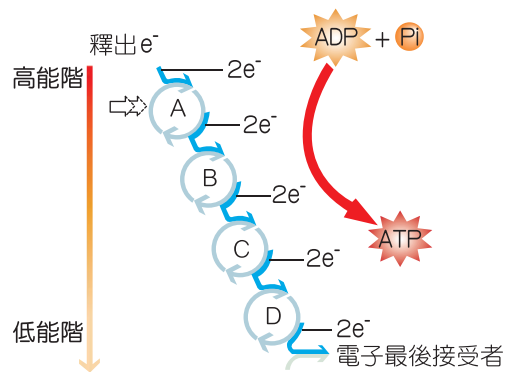


圖2-2 電子經過電子傳遞鏈傳遞的示意圖

3. 電子傳遞路徑分為非循環途徑與循環途徑：

	非循環途徑	循環途徑
定義	由反應中心葉綠素 a 所釋出的電子最後不再返回反應中心	由反應中心葉綠素 a 所釋出的電子最後會再返回反應中心
參與的光系統	PSI 與 PSII	僅 PSI
過程	<p>PSII 反應中心 ⑨ P_{680} 吸光釋出高能電子</p> <p>↓ e^-</p> <p>電子傳遞鏈 ↓</p> <p>ADP + Pi → ATP</p> <p>電子傳至 PSI 被 ⑩ P_{700} 接受</p> <p>PSI 反應中心 P_{700} 吸光釋出高能電子</p> <p>↓ e^-</p> <p>電子傳遞鏈 ↓</p> <p>最後電子傳至 (NADP⁺)</p> <p>簡式：$NADP^+ + e^- + H^+ \xrightarrow{\text{還原}} NADPH$</p> <p>(氧化態輔酶) (還原態輔酶)</p>	<p>PSI 反應中心 ⑪ P_{700} 吸光釋出高能電子</p> <p>↓ e^-</p> <p>電子傳遞鏈 ↓</p> <p>ADP + Pi → ATP</p> <p>e^- 再回到 PSI 反應中心 ⑫ P_{700}</p>
電子的補充	<ol style="list-style-type: none"> 1. P_{680} 失去的電子由 ⑬ H_2O 分解所產生的 e^- 補充 2. P_{700} 失去的電子由來自 ⑭ P_{680} 的 e^- 補充 	無
水分解	有， $H_2O \rightarrow 2H^+ + 2e^- + 1/2 O_2$	無
產物	O_2 、ATP、NADPH	ATP

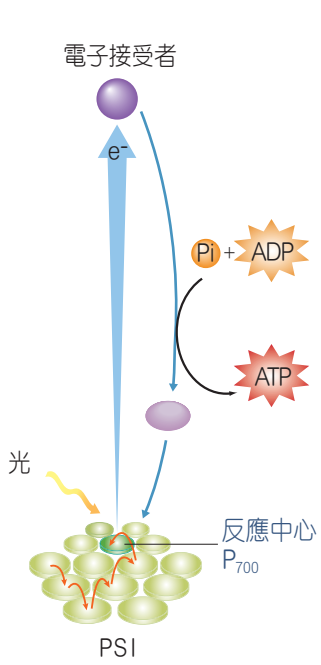


圖2-3 循環途徑

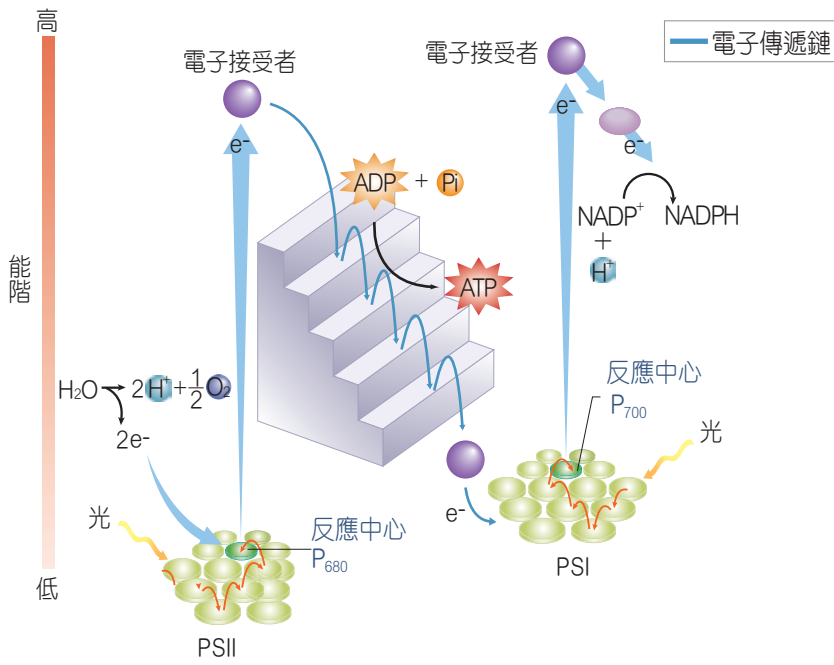


圖2-4 非循環途徑

學習診斷

- 非循環電子傳遞路徑中，由 P₆₈₀ 釋出的電子最後被何者所接收？
 (A) NADPH (B) ATP (C) NADP⁺ (D) P₇₀₀。
答：C
 - 循環電子傳遞路徑中，所傳遞的電子由何者釋出？
 (A) P₆₈₀ (B) P₇₀₀ (C) H₂O (D) P₆₈₀ 與 P₇₀₀。
答：B
- 1. 非循環電子傳遞路徑：**P₆₈₀ 吸收光能後，釋出 e⁻ 傳至 P₇₀₀，而 P₇₀₀ 吸收光能後，再繼續傳遞 e⁻，最後 e⁻ 由氧化態輔酶 NADP⁺ 接收而形成還原態輔酶 NADPH。

(四) 水的分解 (水的光解作用)

- 場所：PSII 反應中心葉綠素 a **15** P₆₈₀。
- 過程：PSII 反應中心葉綠素 a P₆₈₀ 被光能激發釋出高能電子，同時光能促使類囊體內腔的 H₂O 分解，產生 e⁻、H⁺ 與 O₂。
- 結果：(1) e⁻ 補充葉綠素 a **16** P₆₈₀ 所失去的電子。
 (2) H⁺ 蓄積於類囊體內腔，準備進行下一步驟之光磷酸化作用。
 (3) O₂ 由氣孔釋出於大氣中。

(五) 光磷酸化合成 ATP

- 由葉綠素 a P₆₈₀ 與 P₇₀₀ 所釋出的高能電子經電子傳遞鏈時釋出的能量，將基質中的 H⁺ 泵入類囊體內腔，以及水的分解產生的 H⁺ 也蓄積於類囊體內腔，造成類囊體內腔的 H⁺ 濃度高於外側的基質，產生 H⁺ 濃度梯度。
- 在類囊體膜上有一種膜蛋白，稱為 **17** ATP 合酶，當類囊體內腔的高濃度 H⁺ 經由 ATP 合酶擴散至類囊體外側的基質時，所釋出的能量能驅動 ADP 與無機磷酸 (Pi) 合成 ATP，此過程稱為 **18** 光磷酸化 作用 (或稱光合磷酸化)。

(六) 光反應的主要產物

ATP 與 NADPH，可提供 19 **碳反應** 所需的能量。

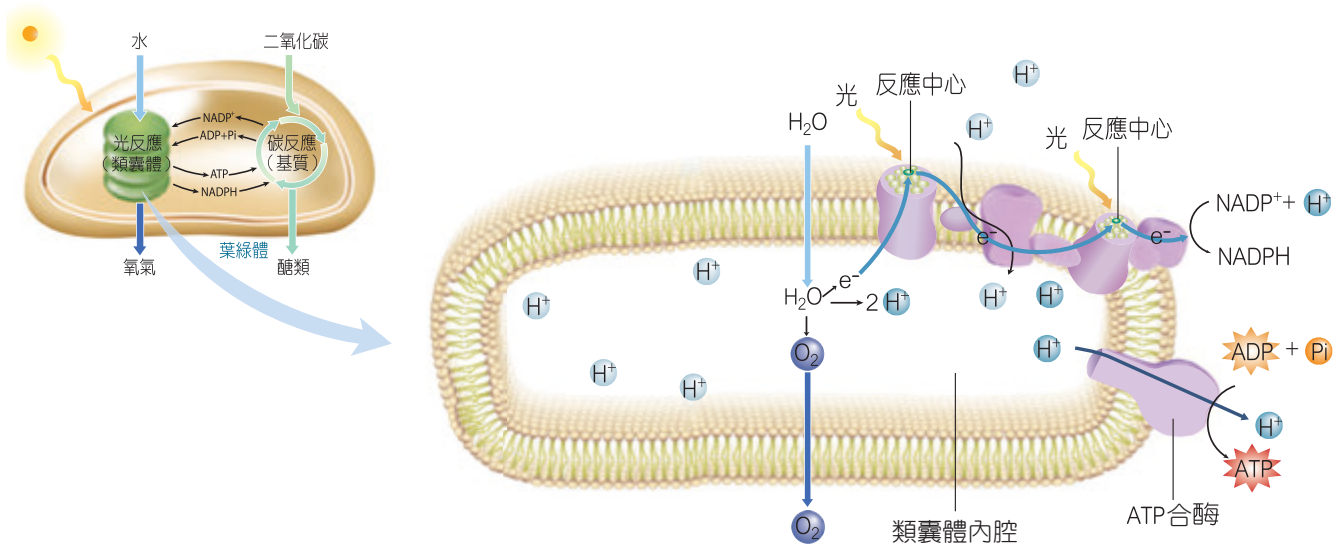


圖2-5 光合作用中光反應的圖解

補充資料

化學滲透作用——合成ATP的機制

在 ADP 加上一個磷酸基 (Pi) 形成 ATP 的過程稱為「磷酸化」(phosphorylation)。

細胞進行有氧呼吸，在粒線體內膜產生 ATP 的過程稱為「氧化磷酸化」，在植物細胞葉綠體進行光反應，合成 ATP 的過程稱為「光磷酸化」，此二種磷酸化過程均透過化學滲透作用完成。

當 H^+ 被蓄積於膜的一側時，因 H^+ 濃度的差異而形成膜內外兩側的「 H^+ 濃度梯度差」， H^+ 濃度較高的一側具有較大的潛能，使 H^+ 透過膜上的溝道蛋白向濃度較低的另一側擴散，此過程稱為「化學滲透作用」。

進行化學滲透作用時會活化溝道蛋白上的 ATP 合酶，使 ADP 與 Pi 連結形成 ATP。

學習診斷

- 進行光磷酸化所需的能量直接來自：
 - (A) 光能 (B) H^+ 的擴散 (C) ATP (D) NADPH。

答：B
 - 關於光反應中水分解的產物之敘述，下列何者正確？
 - (A) H^+ 被蓄積於基質中 (B) e^- 被 P_{700} 所接受 (C) e^- 提供碳反應所需 (D) H^+ 被蓄積於類囊體內腔。

答：D
 - 光磷酸化的產物為：
 - (A) ATP (B) NADPH (C) H^+ (D) 無機磷酸 P_i 。

答：A
3. 類囊體內腔的 H^+ 濃度大於外側基質， H^+ 經由溝道蛋白擴散至類囊体外側的基質時，釋出的能量驅動 ATP 合酶而合成 ATP。
4. (A) H^+ 被蓄積於類囊體內腔 (B) 水分解產生的 e^- 被 P_{680} 所接受 (C) 碳反應由 ATP 與 NADPH 提供能量。



三 碳反應

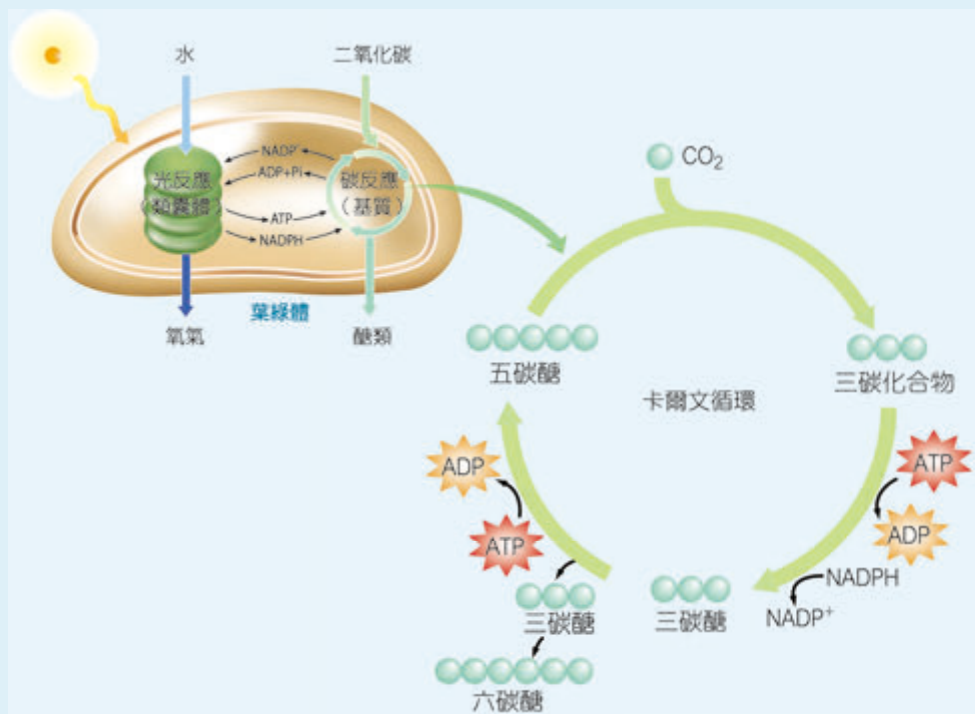
(一) 定義：

利用光反應產生的 ATP 與 NADPH，將 CO₂ 固定形成醣類的過程。美國科學家卡爾文等人以 ¹⁴C₂O₂ 為追蹤劑，研究綠球藻的光合作用，發現固定 CO₂ 的循環反應過程，後人稱其為「卡爾文循環」。

(二) 碳反應的過程可分為三個步驟：CO₂ 的固定、三碳醣的合成及五碳醣的再生。

步驟	反應簡式	耗能
CO ₂ 的固定	五碳醣 + CO ₂ $\xrightarrow{\text{固定 CO}_2 \text{ 的酵素}}$ 三碳化合物	無
三碳醣的合成	<ol style="list-style-type: none"> 1. 在酵素的催化下，利用來自光反應的 ATP 與 NADPH 提供能量，將三碳化合物轉變為三碳醣 2. 少部分的三碳醣離開卡爾文循環，合成六碳醣，最後產生蔗糖或澱粉 3. 大部分的三碳醣會再繼續下一步驟，轉變為五碳醣 	<ol style="list-style-type: none"> 20 <u>ATP</u> 與 21 <u>NADPH</u> (固定 1 分子 CO ₂ 需要消耗 2 分子 ATP 與 2 分子 NADPH)
五碳醣的再生	三碳醣 \longrightarrow 五碳醣 產生的五碳醣可以再繼續固定 CO ₂	消耗 1 分子 22 <u>ATP</u>

圖示



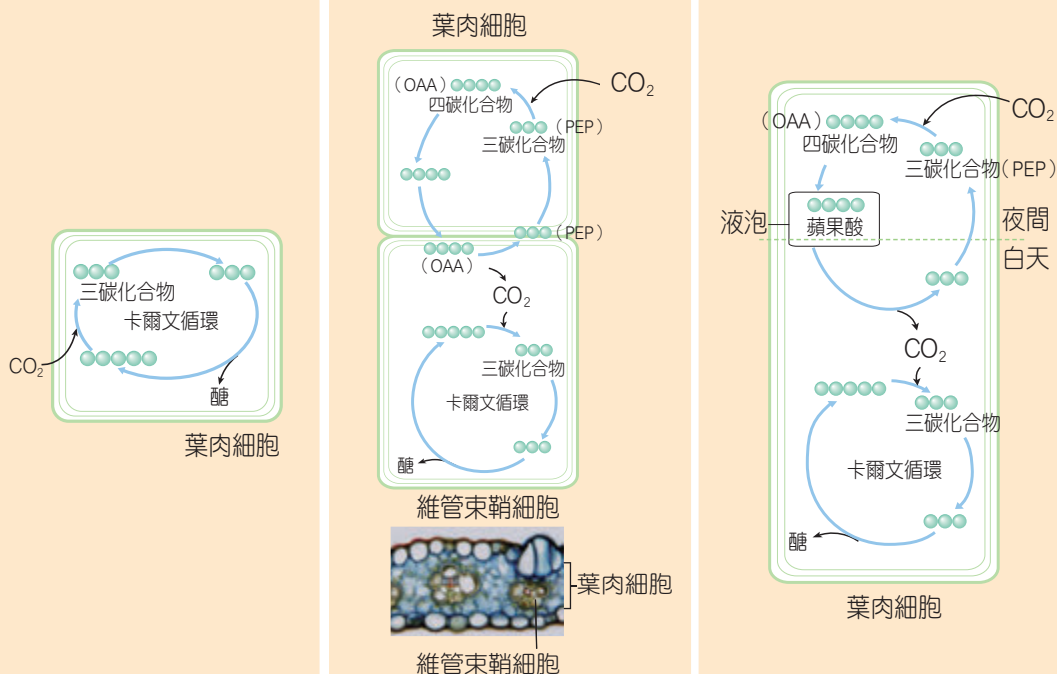
(三) 碳反應產生的六碳醣

1. 在葉綠體基質轉變為澱粉。
2. 在細胞質中轉變為蔗糖，經由韌皮部篩管運送至其他部位，供其利用，或在根莖形成澱粉儲存。

四 植物固定CO₂的三種途徑

	三碳循環 (C ₃ 循環)	四碳循環 (C ₄ 循環)	CAM 路徑
植物名稱	C ₃ 植物	C ₄ 植物	CAM 植物
CO ₂ 固定之後最先產生的中間產物	CO ₂ 直接進入卡爾文循環，最先被固定產生三碳化合物	CO ₂ 先與三碳有機物 (PEP) 結合，形成四碳的草醋酸 (OAA)	先將 CO ₂ 固定形成四碳的草醋酸 (OAA)，再轉變為蘋果酸
固定 CO ₂ 的細胞	葉肉細胞	葉肉細胞產生草醋酸後將其送至維管束鞘細胞	葉肉細胞 (並將蘋果酸儲存於液胞內)
進行卡爾文循環的細胞	葉肉細胞	草醋酸於維管束鞘細胞內分解釋出 CO ₂ ，進行卡爾文循環	葉肉細胞
固定 CO ₂ 的時間	白天	白天	夜間：氣孔打開，吸收 CO ₂ 並固定之 白天：氣孔關閉，儲存於液胞內的蘋果酸分解釋出 CO ₂ ，進行卡爾文循環
植物生長環境特徵	水分較充足的環境	乾熱環境，如亞熱帶地區，植物氣孔於白天氣溫高時會暫時關閉	乾旱炎熱較缺水的環境，植物為避免過度蒸散，氣孔於白天關閉，夜間才開啟
代表植物	大部分植物，如水稻、小麥、大豆	玉米、甘蔗	仙人掌科、鳳梨科、景天科植物

圖示





學習診斷

6. 關於 C_3 植物之碳反應的敘述，下列何者錯誤？
 (A) 將 CO_2 固定產生醣類 (B) 又稱為卡爾文循環 (C) 未直接利用光能 (D) 可在白天或夜間進行。

答：D 6. 碳反應須依賴光反應提供能量，因此無法於夜間進行。

7. 碳反應過程中，再生五碳醣所需的能量直接來自於：
 (A) 光能 (B) ATP (C) NADPH (D) CH_2O 。

答：B

8. 卡爾文循環中，固定 CO_2 所形成的第一個穩定中間產物為：
 (A) 三碳化合物 (B) 三碳醣 (C) 五碳醣 (D) NADPH。

答：A

9. 下列有關綠色植物進行碳反應的敘述，哪些正確？（多選）
 (A) 二氧化碳被固定 (B) 消耗 ATP 與 NADPH (C) 發生在類囊體的膜上 (D) 僅發生在黑暗中 (E) 會有三碳物質暫時產生。

102 指考

答：ABE 9. 碳反應即為卡爾文循環，發生在葉綠體的基質，碳反應需依賴光反應提供化學能，發生於白天。

自我評量

一、單一選擇題

- A** 1. 植物行光合作用時，可直接吸收光能並將其轉變為化學能的色素分子為：
 (A) 葉綠素 a (B) 葉綠素 b (C) 葉黃素 (D) β 胡蘿蔔素。 **講評**
- D** 2. 在綠色植物中，將空氣中的二氧化碳固定於醣分子的過程稱為什麼？
 (A) 碳循環 (B) CAM 循環 (C) 克雷柏循環 (Krebs cycle)
 (D) 卡爾文循環 (Calvin cycle)。 **講評** 95 指考
- B** 3. 利用含有氧同位素 ^{18}O 的 $H_2^{18}O$ 供給植物行光合作用，光合作用過程所產生的物質中，下列何者具有 ^{18}O ？
 (A) H_2O (B) O_2 (C) $(CH_2O)_n$ (D) NADPH。 **講評**
- C** 4. 下列何者不參與光磷酸化作用？
 (A) 電子傳遞鏈 (B) ATP 合酶 (C) 五碳醣 (D) H_2O 分解產生的質子。 **講評**
- C** 5. 植物進行光合作用時，在非循環電子傳遞途徑中，所傳遞的 e^- 最後為何者接受？
 (A) P_{680} (B) NADPH (C) $NADP^+$ (D) ATP。 **講評** ~評
- D** 6. 植物進行光磷酸化作用合成 ATP 所需的酵素位於：
 (A) 葉綠體外膜 (B) 葉綠體內膜 (C) 葉綠體基質 (D) 類囊體膜上。 **講評** ~評
- A** 7. 植物碳反應過程中，以何物質直接與 CO_2 結合，固定 CO_2 形成穩定的三碳中間產物？
 (A) 五碳醣 (B) 三碳醣 (C) 三碳化合物 (D) NADPH。
- A** 8. 下列有關光合作用的敘述，何者正確？
 (A) 植物利用紅光、藍光及綠光的效率並不相同 (B) 大部分的葉綠素直接參與光反應中電子的傳遞 (C) 最終產物葡萄糖在葉綠餅中產生 (D) 水分子在光系統 I 被裂解產生 H^+ 、 e^- 及 O_2 。 **講評** ~評