

第四章 植物的光合作用

主要教学内容: 光合色素的结构和理化性质、光合作用过程、光合作用的主要机理、光呼吸、C3 与 C4 植物的生理特征差异、影响光合作用的因素。

重点和难点: 光合作用的主要机理、光呼吸、C3 与 C4 植物的生理特征差异、光强和 CO₂ 等因素对光合作用的影响是本章的重点。同时, 光合作用的机理是本章的难点。

教学方式: 课堂讲授 3 学时, 实验 3 学时。教师多媒体讲授, 动画讲解光合作用过程。

第一节 光合作用的意义

光合作用 (photosynthesis) 是指绿色植物吸收光能, 同化二氧化碳和水, 制造有机物并释放氧气的过程。

光合作用意义:

- 1、把无机物转变成有机物。
- 2、将光能转变成化学能, 绿色植物在同化二氧化碳的过程中, 把太阳光能转变为化学能, 并蓄积在形成的有机化合物中。人类所利用的能源, 如煤炭、天然气、木材等都是现在或过去的植物通过光合作用形成的;
- 3、维持大气 O₂ 和 CO₂ 的相对平衡。

第二节 光合器和光合色素

一、光合器: 叶绿体

二、光合色素的种类与性质

光合色素即叶绿体色素, 主要有三类: 叶绿素、类胡萝卜素和藻胆素。高等植物叶绿体中含有前两类, 藻胆素仅存在于藻类。

(一) 光合色素的结构与物理性质

1. 叶绿素 高等植物叶绿素 (chlorophyll, chl) 主要有叶绿素 a 和叶绿素 b 两种。它们不溶于水, 而溶于有机溶剂, 如乙醇、丙酮、乙醚、氯仿等。在颜色上, 叶绿素 a 呈蓝绿色, 而叶绿素 b 呈黄绿色。按化学性质来说, 叶绿素是叶绿酸的酯, 能发生皂化反应。叶绿酸是双羧酸, 其中一个羧基被甲醇所酯化, 另一个被叶醇所酯化。

叶绿素分子含有一个卟啉环的“头部”和一个叶绿醇(植醇, phytol)的“尾巴”。镁原子居于卟啉环的中央, 偏向于带正电荷, 与其相联的氮原子则偏向于带负电荷, 因而卟啉具有极性, 是亲水的, 可以与蛋白质结合。叶醇是由四个异戊二烯单位组成的双萜, 是一个亲脂的脂肪链, 它决定了叶绿素的脂溶性。叶绿素不参与氢的传递或氢的氧化还原, 而仅以电子传递(即电子得失引起的氧化还原)及共轭传递(直接能量传递)的方式参与能量的传递。

卟啉环中的镁原子可被 H⁺、Cu²⁺、Zn²⁺ 所置换。用酸处理叶片, H⁺ 易进入叶绿体, 置换镁原子形成去镁叶绿素, 使叶片呈褐色。去镁叶绿素易再与铜离子结合, 形成铜代叶绿素, 颜色比原来更稳定。人们常根据这一原理用醋酸铜处理来保存绿色植物标本。

2. 类胡萝卜素 (carotenoid): 不溶于水而溶于有机溶剂。叶绿体中的类胡萝卜素含有两种色素, 即胡萝卜素 (carotene) 和叶黄素 (lutein), 前者呈橙黄色, 后者呈黄色。功能为吸收和传递光能, 保护叶绿素。

3. 藻胆素 (phycobilin) 是藻类主要的光合色素, 仅存在于红藻和蓝藻中, 常与蛋白质结合为藻胆蛋白, 主要有藻红蛋白 (phycoerythrin)、藻蓝蛋白 (phycocyanin) 和别藻蓝蛋白 (allophycocyanin) 三类。它们的生色团与蛋白质以共价键牢固地结合, 只有用强酸煮沸时, 才能把它们分开。它们均溶于稀盐溶液中。藻胆素的四个吡咯环形成直链共轭体系, 不含镁和叶醇链, 具有收集和传递光能的作用。

(二) 光合色素的光学特性

光是一种电磁波, 同时又是运动着的粒子流, 这些粒子叫光子 (photon) 或光量子 (quantum)。

1、光合色素的吸收光谱 当光束通过三棱镜后, 可把白光 (混合光) 分成红、橙、黄、绿、青、蓝、紫 7 色连续光谱。如果把叶绿体色素溶液放在光源和分光镜之间, 就可以看到光谱

中有些波长的光线被吸收了,光谱上出现了暗带,这就是叶绿体色素的吸收光谱(absorption spectra)。叶绿素对橙光、黄光吸收较少,其中尤以对绿光的吸收最少,所以叶绿素的溶液呈绿色。胡萝卜素和叶黄素的吸收光谱与叶绿素不同,它们的最大吸收带在蓝紫光区,不吸收红光等长波光。藻蓝蛋白的吸收光谱最大值在橙红光部分,藻红蛋白在绿光、黄光部分。

2、光合色素的荧光现象和磷光现象

叶绿素溶液在透射光下呈绿色,而在反射光下呈红色,这种现象称为叶绿素荧光现象。当叶绿素分子吸收光子后,就由最稳定的、能量的最低状态—基态(ground state)上升到不稳定的高能状态—激发态。叶绿素分子有红光和蓝光两个最强吸收区。如果叶绿素分子被蓝光激发,电子跃迁到能量较高的第二单线态;如果被红光激发,电子跃迁到能量较低的第一单线态。从第一单线态回到基态所发射的光就称为荧光。处在第一三线态的叶绿素分子回到基态时所发出的光为磷光。叶绿素溶液在入射光下呈绿色,而在反射光下呈红色。在叶片或叶绿体中发射荧光很弱,肉眼难以观测出来,耗能很少,一般不超过吸收能量的5%,因为大部分能量用于光合作用。色素溶液则不同,由于溶液中缺少能量受体或电子受体,在照光时色素会发射很强的荧光。

第三节 光合作用的机理和过程*

光合作用是能量转化和形成有机物的过程。在这个过程中首先是吸收光能并把光能转变为电能,进一步形成活跃的化学能,最后转变为稳定的化学能,贮藏于碳水化合物中。

整个光合作用可大致分为三个步骤:①原初反应;②电子传递(含水的光解、放氧)和光合磷酸化;③碳同化过程。第一、二两个步骤基本属于光反应,第三个步骤属于暗反应

一、原初反应

原初反应是指光合色素分子对光能的吸收、传递与转换过程。

根据功能来区分,类囊体膜上的光合色素可为二类:(1)反应中心色素(reaction centre pigments),少数特殊状态的叶绿素 a 分子属于此类,它具有光化学活性,既能捕获光能,又能将光能转换为电能(称为“陷阱”)。(2)聚光色素(light-harvesting pigments),又称天线色素(antenna pigments),它没有光化学活性,能吸收光能,并把吸收的光能传递到反应中心色素,绝大多数色素,包括绝大部分叶绿素 a 和全部的叶绿素 b、胡萝卜素、叶黄素等都属于此类。

聚光色素位于光合膜上的色素蛋白复合体上,反应中心色素存在于反应中心(reaction center)。但二者是协同作用的,若干个聚光色素分子所吸收的光能聚集于1个反应中心色素分子而起光化学反应。一般来说,约250~300个色素分子所聚集的光能传给一个反应中心色素。每吸收与传递1个光子到反应中心完成光化学反应所需起协同作用的色素分子数,称为光合单位(photosynthetic unit),包括了聚光色素系统和光合反应中心两部分。因此也可以把光合单位定义为:结合于类囊体膜上能完成光化学反应的最小结构的功能单位。

当波长范围为400~700nm的可见光照射到绿色植物时,天线色素分子吸收光子而被激发,大量的光能通过天线色素吸收、传递到反应中心色素分子,引起光化学反应。

光化学反应是在光合反应中心进行的。而反应中心是进行原初反应的最基本的色素蛋白复合体,它至少包括一个反应中心色素分子即原初电子供体(primary electron donor,P)、一个原初电子受体(primary electron acceptor,A)和一个次级电子供体(secondary electron donor,D),以及维持这些电子传递体的微环境所必需的蛋白质,才能导致电荷分离,将光能转换为电能。反应中心的原初电子受体,是指直接接受反应中心色素分子传来电子的物质(A)。反应中心次级电子供体,是指将电子直接供给反应中心色素分子的物质。在光下,光合作用原初反应是连续不断地进行的,因此,必须不断有最终电子供体和最终电子受体的参与,构成电子的“源”和“库”。高等植物的最终电子供体是水,最终电子受体是NADP⁺。

光化学反应实质上是由光引起的反应中心色素分子与原初电子受体和次级供体之间的氧化还原反应。天线色素分子将光能吸收和传递到反应中心后,使反应中心色素分子(P)激发而成为激发态(P*),释放电子给原初电子受体(A),同时留下了“空穴”,成为陷阱(trap)。

反应中心色素分子被氧化而带正电荷(P⁺), 原初电子受体被还原而带负电荷(A⁻)。这样, 反应中心发生了电荷分离, 反应中心色素分子失去电子, 便可从次级电子供体(D)那里夺取电子, 于是反应中心色素恢复原来状态(P), 而次级电子供体却被氧化(D⁺)。这就发生了氧化还原反应, 完成了光能转变为电能的过程。

二、光合电子传递和光合磷酸化

反应中心色素受光激发而发生电荷分离, 将光能变为电能, 产生的电子经过一系列电子传递体的传递, 引起水的裂解放氧和 NADP⁺还原, 并通过光合磷酸化形成 ATP, 把电能转化为活跃的化学能。

1、光系统

PS I 的光化学反应是长光波反应, 其主要特征是 NADP⁺的还原。当 PS I 的反应中心色素分子(P700)吸收光能而被激发后, 把电子传递给各种电子受体, 经 Fd(铁氧还蛋白), 在 NADP 还原酶的参与下, 把 NADP⁺还原成 NADPH。反应中心色素 P700 中的 P 表示色素, 700 是指色素的最大吸收波长。

PS II 的光化学反应是短光波反应, 其主要特征是水的光解和放氧。PS II 的反应中心色素分子(P680)吸收光能, 把水分解, 夺取水中的电子供给 PS I。

2、光合链

光合链是指定位在光合膜上的、一系列互相衔接的电子传递体组成的电子传递的总轨道。电子传递是由两个光系统串联进行, 其中的电子传递体按氧化还原电位高低排列, 使电子传递链呈侧写的“Z”形。

光合链中的电子传递体是质体醌(plastoquinone,PQ), 细胞色素(cytochrome,Cyt) b6/f 复合体,铁氧还蛋白(ferredoxin,Fd)和质蓝素(plastocyanin,PC)。其中以 PQ 最受重视, 因为

它是双电子双 H⁺传递体, 它既可传递电子, 也可传递质子, 在传递电子的同时, 把 H⁺从类囊体膜外带入膜内, 在类囊体膜内外建立跨膜质子梯度以推动 ATP 的合成。光合链中 PSI、Cyt b-f 和 PSII 在类囊体膜上, 难以移动, 而 PQ、PC 和 Fd 可以在膜内或膜表面移动, 在三者间传递电子。

3、水的光解和放氧

水的光解(water photolysis)是希尔于 1937 年发现的, 又称为希尔反应(Hill reaction)。他将离体的叶绿体加到具有氢受体(A)的水溶液中, 照光后即发生水的分解而放出氧气。

4、光合磷酸化

叶绿体在光照下把无机磷(Pi)与 ADP 合成 ATP 的过程称为光合磷酸化(photo phosphorylation)。光合磷酸化分为: 非环式光合磷酸化(noncyclic photophosphorylation)、环式光合磷酸化(cyclic photophosphorylation)

ATP 酶又叫 ATP 合成酶、偶联因子(coupling factor)。叶绿体的 ATP 酶与线粒体膜上的 ATP 酶结构相似, 是一种球茎结构, 由两个蛋白复合体构成:一个是突出于膜表面的亲水性的“CF1”复合体, 另一个是埋置于膜内的疏水性的“CF0”复合体。酶的催化部位在 CF1 上, CF1 结合在 CF0 上。

关于光合磷酸化的机理,可由英国的米切尔(P.Mitchell)提出的化学渗透学说来解释。在光下, PQ 在将电子向下传递的同时, 又把膜外基质中的质子转运至类囊体膜内, PQ 在类囊体膜上的这种氧化还原往复变化称 PQ 穿梭。此外, 水在膜内侧分解也释放出 H⁺,膜内 H⁺浓度增高, 于是膜内外产生电位差(Δ_e)和质子浓度差(ΔpH), 两者合称质子动力势(proton motive force,pmf), 是光合磷酸化的动力。H⁺沿着浓度梯度返回膜外时, 在 ATP 酶催化下, 合成 ATP。

三、二氧化碳同化

二氧化碳同化 (CO₂ assimilation), 简称碳同化, 是指植物利用光反应中形成的同化力 (ATP 和 NADPH), 将 CO₂ 转化为碳水化合物的过程。二氧化碳同化是在叶绿体的基质中进行的, 有许多种酶参与反应。高等植物的碳同化途径有三条, 即 C₃ 途径、C₄ 途径和 CAM (景天酸代谢) 途径。

植物的光合碳同化途径具有多样性, 这也反映了植物对生态环境多样性的适应。但 C₃ 途径是光合碳代谢最基本最普遍的途径, 同时, 也只有这条途径才具备合成淀粉等产物的能力, C₄ 途径和 CAM 途径可以说是对 C₃ 途径的补充。

第四节 光呼吸*

植物的绿色细胞在光下吸收氧气, 放出二氧化碳的过程称为光呼吸(photorespiration)。这种呼吸仅在光下发生, 且与光合作用密切相关。一般生活细胞的呼吸在光照和黑暗中都可以进行, 对光照没有特殊要求, 称为暗呼吸。

光呼吸的全过程需要由叶绿体、过氧化体和线粒体三种细胞器协同完成, CO₂ 和 O₂ 竞争 Rubisco 的同一活性部位, 并互为加氧与羧化反应的抑制剂。Rubisco 催化反应的方向, 是进行光合作用还是光呼吸, 取决于外界 CO₂ 与 O₂ 浓度的比值。大气中 CO₂/O₂ 比值很低, 加氧酶活性就不可避免地表现出来。既然在空气中绿色植物光呼吸是不可避免的, 那它在生理上有什么意义呢? 目前认为其主要生理功能如下:

C₃ 植物、C₄ 植物、C₃-C₄ 中间植物和 CAM 植物的光合特征比较

根据高等植物光合作用碳同化途径的不同, 可将植物划分成为 C₃ 植物、C₄ 植物、C₃-C₄ 中间植物和 CAM 植物。但研究发现, 高等植物的光合碳同化途径也可随着植物的器官、部位、生育期以及环境条件而发生变化。例如, 甘蔗是典型的 C₄ 植物, 但其茎秆叶绿体只具有 C₃ 途径; 高粱也是典型的 C₄ 植物, 但其开花后便转变为 C₃ 途径; 高凉菜在短日照下为 CAM 植物, 但在长日照、低温条件下却变成了 C₃ 植物。冰叶日中花, 在水分胁迫时具有 CAM 途径, 而水分状况适宜时, 则主要依靠 C₃ 途径进行光合作用。