

§ 3. 光合作用机理

- 光合作用二个反应两个阶段的发现
1920年Warburg的小球藻闪光实验

同等光强 / 连续照射，光合效率小，放氧少
相同时间 \ 间歇照射(每闪闪光0.0034S，间歇0.0166S，每秒50次)，光合效率高，放氧多

结论：光合作用分两个阶段，前者需光，后者不需光。

目前已证实：光合作用分光反应(light reaction)和暗反应(dark reaction)两个阶段，前者发生在类囊体上(thylakoid)，后者发生在叶绿体基质中(stroma)。

光反应	{	原初反应：	光能的吸收、传递与转化
		电子传递与光合磷酸化：	形成活跃的化学能
暗反应		碳的同化：	形成稳定的化学能

一、原初反应 (Primary Reaction)

原初反应是光合作用的起点，它包括光能的吸收、传递以及将光能转化为电能，这一切都发生在类囊体膜上。

1. 光合单位 photosynthetic unit

- 1) 定义：是指能够独自进行光能的吸收、传递和能量转化、以及水的光解放氧的光反应的基本单位。它是由200~300个叶绿体色素分子及相关蛋白质密切合作完成的。

About photosynthetic unit

- Emerson & Arnold (1930) found that it took the cooperative action of around 2400 chlorophyll molecules to produce one molecule of O₂.
- It takes a minimum of 8 photons to produce one molecule of O₂.
- For each photon, about 300 chls are needed.

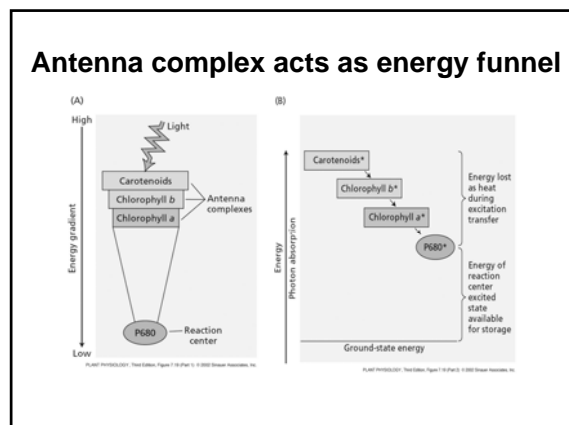
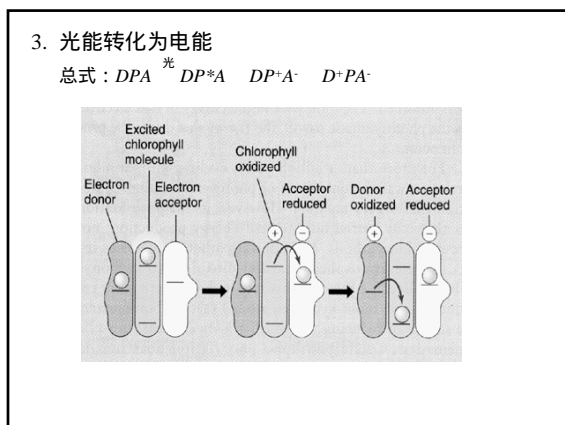
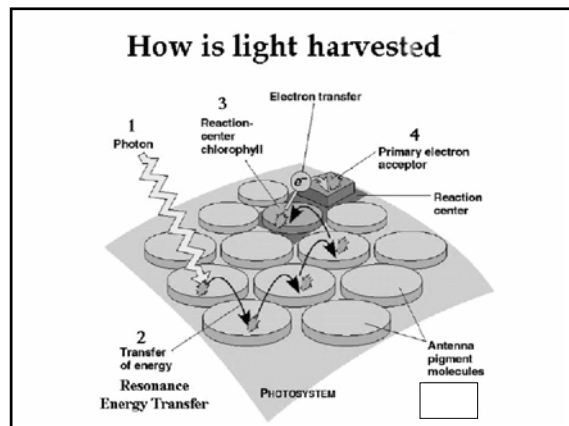
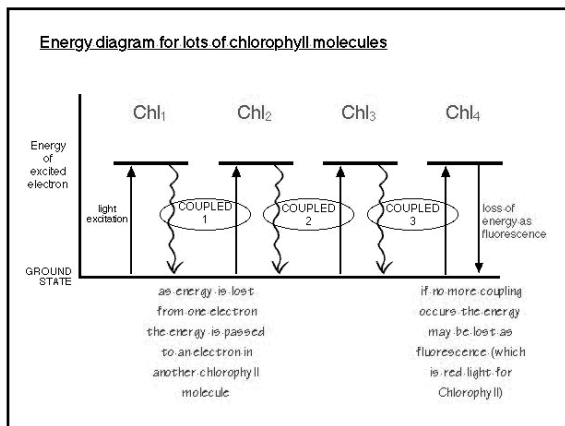
2) 组成：

- **聚光色素系统(Light harvesting pigment system)**：由大部分chl_a、全部chl_b和类胡萝卜素(统称为聚光色素或天线色素)及相关蛋白组成，只具有收集和传递光能的作用。
- **反应中心(reaction center)**：由反应中心色素(少数特殊状态chl_a)、原初电子供体和原初电子受体及相关蛋白组成，具有将光能转换为电能的作用。

2. 光能的吸收与传递

光照到叶绿体上时，类囊体膜上的叶绿体色素吸收光能而激发，由于色素分子排列紧密及其特殊的共轭体系，光量子可在色素分子间以诱导共振的方式传递，最后传给反应中心的chl a。

光量子传递速度及效率很高，一个红光量子(寿命 5×10^{-9} S)可传过几百个chl a分子(30ps/个)，效率达90~100%。



二、电子传递和光合磷酸化

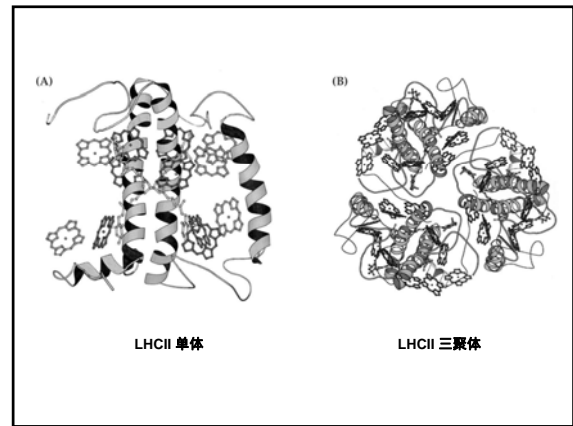
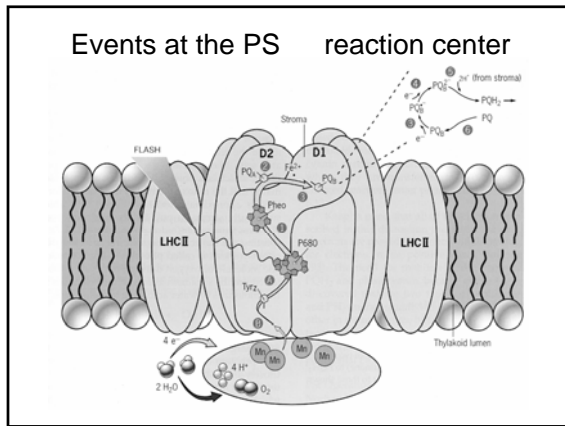
原初反应产生的电子，经光合电子传递链传递下去，并最终生成活跃的的化学能ATP和NADPH的过程。

部位：类囊体膜

: 电子传递需两个光系统：PS 和PS

两个光系统的发现：
——红降现象和双光增益效应

红降 red drop: Emerson在1943年研究不同波长的光的光合效率时发现，当光的波长大于685nm时，虽然仍在叶绿素的吸收范围，但光合量子产额（每吸收1个光子所放出O₂的个数或吸收CO₂的个数）急剧下降。



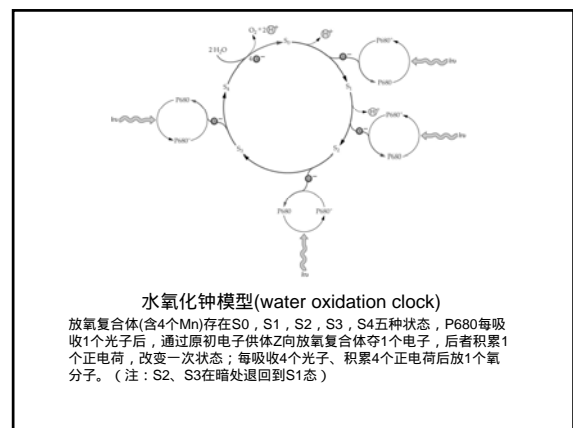
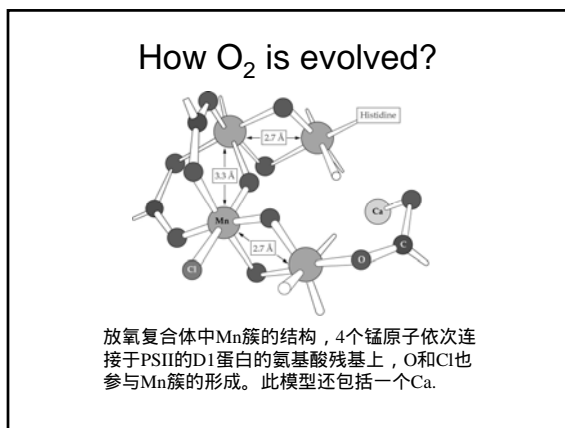
C: 放氧本质：Hill反应—氧化还原反应

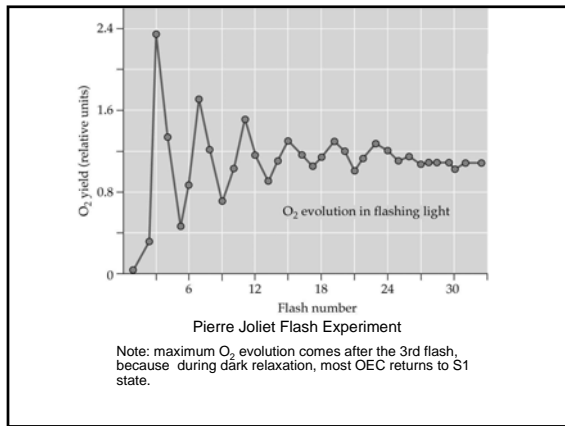
离体叶绿体，加入电子受体(如 Fe³⁺)，在光照下产生氧气(1937).

$$2\text{H}_2\text{O} + 2\text{A} \xrightarrow[\text{叶绿体}]{\text{光}} 2\text{AH}_2 + \text{O}_2$$

Hill反应的意义：

- 它证明在没有 CO₂ 还原时发生氧的释放，证明所释放的氧来自于水而不是 CO₂，从而正确剖析了光合作用。
- 证明分离的叶绿体能进行光合作用的重要部分反应。
- 证明光合作用的本质是氧化还原反应，揭示了光合作用的基本过程是光活化的电子沿着化学势梯度从一种物质传送到另一种物质。





2) 光系统 (PS)

A: 组成

- 中心色素分子: P700
- 原初电子受体: A0
- 原初电子供体: PC
- 其它电子传递体: 多条肽链, LHC

B: 功能

NADPH的产生

3) Cytb₆/f复合体

- 组成: 有4个多肽组成, 其中三个含Fe, (分别含cytb₆, cytf和 Rieske Fe-S蛋白)。
- 功能: 参与电子传递和质子传递(PQ穿梭)

4) ATP合酶复合体

- 组成:
 - 头部CF1: 5种多肽9个亚基
 - 柄部CF0: 4种多肽
- 功能: 合成ATP

ATP合酶和PSI主要分布在非堆叠区

Cytb₆/f复合体分布均匀

PSII主要分布在堆叠区

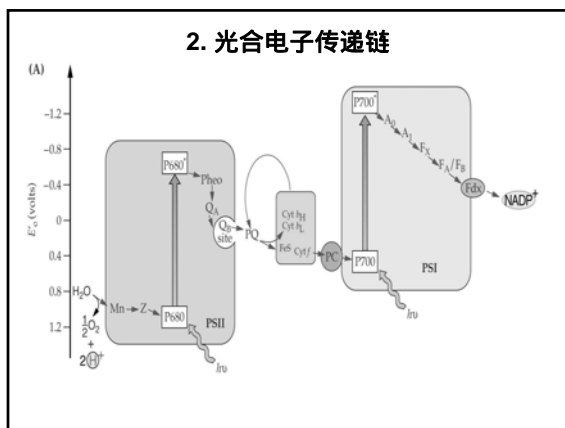
Thylakoid lumen

Stacked granum

Stroma-exposed thylakoid

- ATP synthase
- Photosystem I
- Cytochrome b₆/f
- Photosystem II

图: 四大蛋白复合体在类囊体膜上的分布

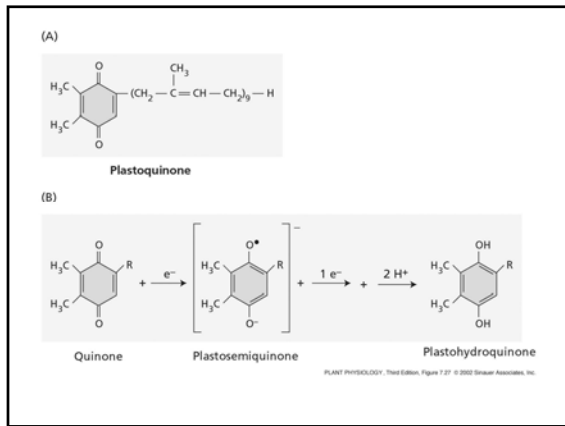


1) 电子传递体内容简介

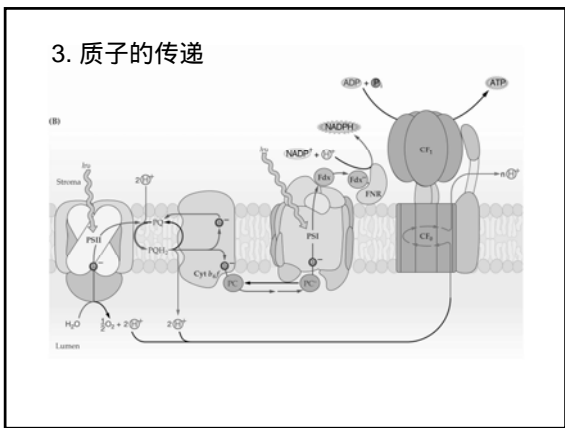
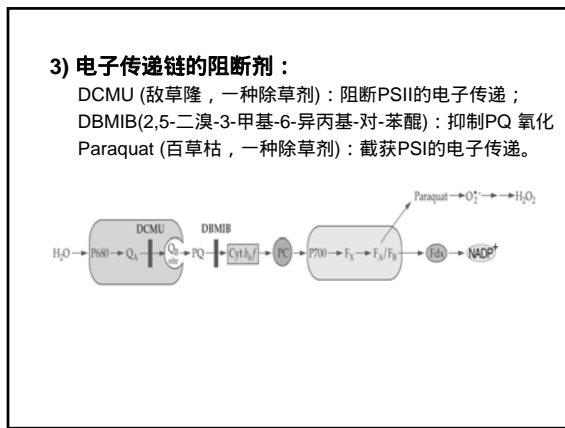
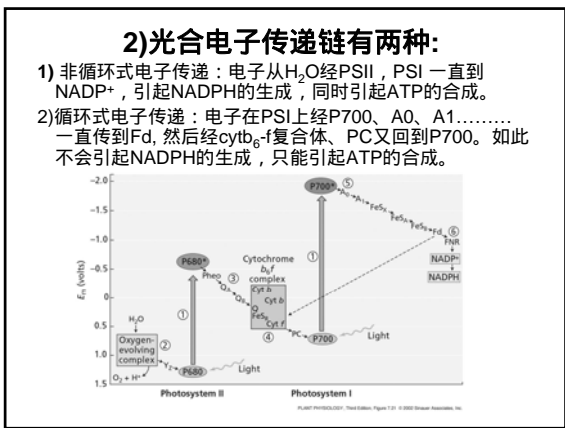
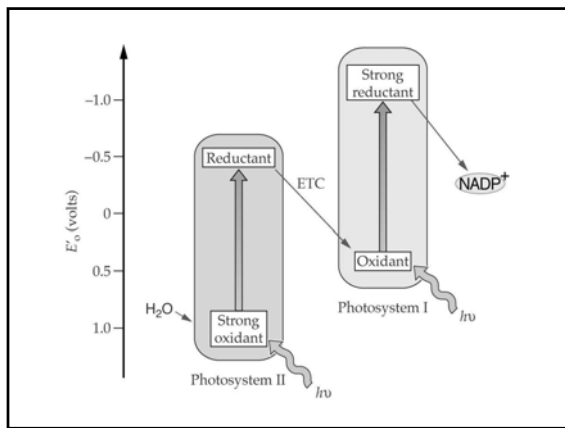
- PS:
 - 原初电子供体: Z (D1蛋白的tyr残基)
 - 原初电子受体: pheo (去镁叶绿素)
 - QA, QB, PQ (质体醌)
 - QH2 (氢醌)

$$P_{680}Q_AQ_B \xrightarrow{\text{光}} P_{680}^+Q_A^-Q_B \xrightarrow{Z} P_{680}Q_A^-Q_B \xrightarrow{\text{光}} P_{680}Q_AQ_B^-$$

$$P_{680}Q_AQ_B^- \xrightarrow{\text{光}} P_{680}Q_AQ_B \xrightarrow{QH_2} P_{680}Q_AQ_BH_2 \xrightarrow{2H^+} P_{680}Q_AQ_B^- \xrightarrow{Z^+} P_{680}^+Q_A^-Q_B^-$$



- PS :
- 原初电子供体：PC (质体菁，又称质体蓝素)
- 原初电子受体：A₀ (单分子chl a)
- A1 (叶绿醌即Vit K)
- F_x、F_A、F_B (铁硫蛋白)
- Fd (铁氧还蛋白)



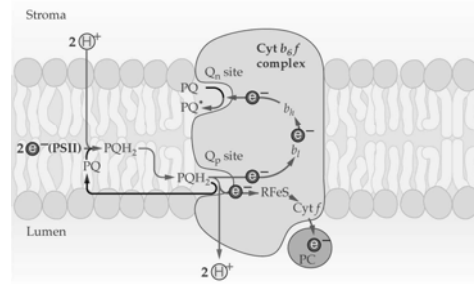
类囊体腔内积累的质子有两个来源

1) 水的光解

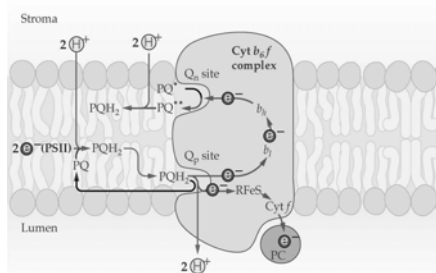


2) PQ穿梭

(A) First turnover



(B) Second turnover



II. 光合磷酸化—ATP的生成

1. 装置：ATP合酶（CF）
2. 驱动力：类囊体膜内外的质子梯度(内高外低)
3. 导致质子梯度形成的原因：非循环式电子传递和循环式电子传递(水的解离和PQ穿梭)
4. 机理：
 - ✓ Michell的化学渗透学说
 - ✓ Boyer等人的结合变构学说

The Nobel Prize in Chemistry 1978

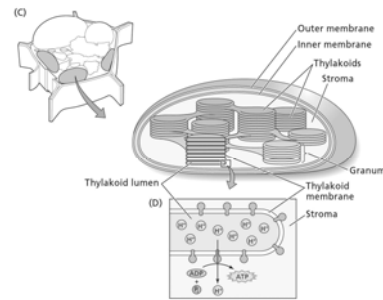
"for his contribution to the understanding of biological energy transfer through the formulation of the chemiosmotic theory"

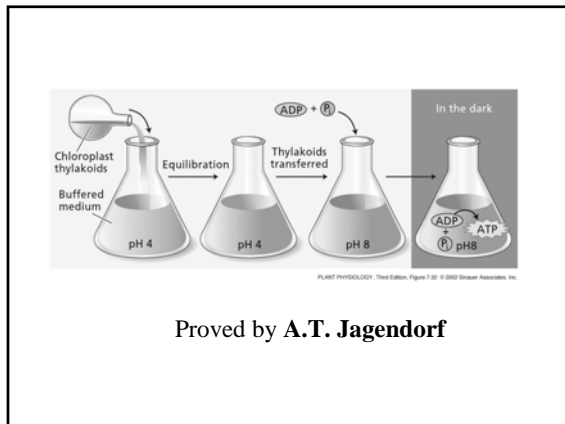


Peter D. Mitchell

United Kingdom
Glynn Research
Laboratories
Bodmin, UK
b. 1920
d. 1992

Chemiosmotic theory---- Transmembrane H⁺ gradient generates ATP







The Nobel Prize in Chemistry 1997

"for their elucidation of the enzymatic mechanism underlying the synthesis of adenosine triphosphate (ATP)"


"for the first discovery of an ion-transporting enzyme, Na⁺, K⁺-ATPase"



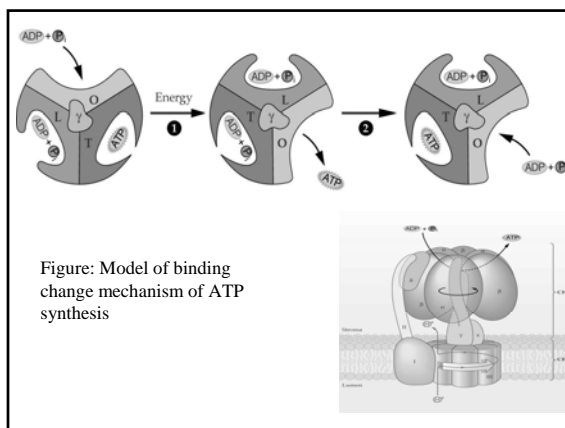
Paul D. Boyer



John E. Walker



Jens C. Skou



5. 抑制剂：

解偶联剂：DNP(二硝基酚), FCCP(羰基氰-对-三氟四氧基苯腙)等

ATP酶的抑制剂：寡霉素，阻止H⁺通过CF₀

电子传递抑制剂：敌草隆、百草枯

光反应总结

- 每生成1分子氧需4个电子，理论上共需8个光子。
 $2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- + \text{O}_2^0$
- 光反应除产生氧外，将光能转化为活跃化学能ATP和NADPH，后者将在暗反应中用于CO₂的固定还原，在此二者统称为同化能力(assimilation power)。