

植物的光合作用

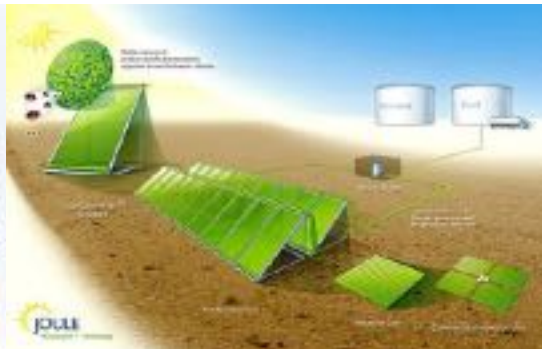
我国科学家实现二氧化碳人工合成淀粉技术-新华社

新华社北京12月16日电

新华社北京12月16日电 中国科学院天津工业生物技术研究所16日在北京发布的一项重大突破成果——首次实现二氧化碳人工合成淀粉。这是继2008年首次实现人工合成甲烷、2010年首次实现人工合成乙醇、2013年首次实现人工合成丙酮酸、2014年首次实现人工合成氨基酸、2015年首次实现人工合成蛋白质、2016年首次实现人工合成蛋白质之后，我国科学家在人工合成淀粉方面取得的重要突破。



中国科学院天津工业生物技术研究所 2021年12月16日



植物的光合作用

第一节 光合作用概述

第二节 叶绿体超微结构与光合色素

第三节 光合作用的机制

第四节 光呼吸

第五节 光合作用的生理生态



Richard Willstätter
1915



Johann Deisenhofer



Robert Huber
1988



Hartmut Michel



Melvin Calvin
(1961)



Barbara McClintock
1983

- ▶历史上授予植物学家的诺贝尔奖非常少，至今仅有四项诺贝尔“科学奖”是授予植物科学家的。其中三项是光合作用相关研究。
- ▶另外，Norman Borlaug因绿色革命获1970和平奖。

第一节 光合作用概述

一、光合作用的发现

二、光合作用的重要性

第一节 光合作用概述

一、光合作用的发现

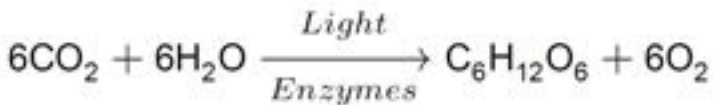
1771年英国化学家**J.Priestley**发现植物可净化空气；

1779年荷兰人**Jan Ingenhousz**发现植物只有在光下才净化空气；

1782年瑞士科学家**J.Sennebier**发现 CO_2 可以促进植物在光下产生"纯净"空气；

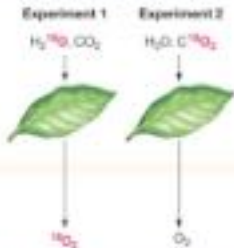
1864年**J. Sachs**观察到光照下叶绿体中的淀粉粒增大；

1941年**Ruben**等用 H_2O^* 证明氧气来源于水光解



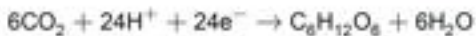
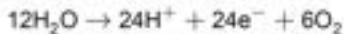
HYPOTHESIS The oxygen released by photosynthesis comes from water rather than CO_2 .

Method

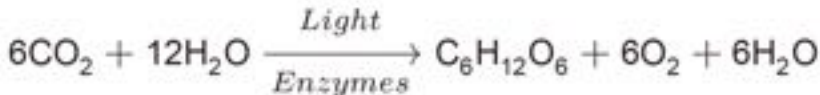


Results

CONCLUSION Water is the source of the oxygen atoms in the O_2 produced by photosynthesis.



Ruben and Kamen 1941



第一节 光合作用概述

光合作用的概念

自养生物吸收二氧化碳转变成有机物的过程叫**碳素同化作用** (carbon assimilation)。

光合作用(photosynthesis)是绿色植物利用太阳能把 CO_2 和 H_2O 合成富能的有机物，释放 O_2 的过程。

Photosynthesis, was from the Greek $\phi\omega\varsigma$, *phōs*, "light", and $\sigma\acute{\upsilon}\nu\theta\epsilon\sigma\iota\varsigma$, *synthesis*, "putting together".

三、光合作用的重要性

1. 将无机物转变成有机物。自养植物一年同化的碳素约为 2×10^{11} 吨，60%是由陆生植物同化；
2. 将光能转变成化学能。绿色植物每年同化碳的总能量约为全球能源消耗总量的10倍；
3. 维持大气 O_2 和 CO_2 的相对平衡。绿色植物每年释放 O_2 量约 5.35×10^{11} 吨，维持大气中 $[O_2] \approx 21\%$ 。



第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

- 一、叶绿体的结构
- 二、光合色素的结构与化学特性
- 三、光合色素的光学特性
- 四、叶绿素的合成与降解



第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

一、叶绿体的结构与功能



- 直径**5~10 μm** ，**厚2~3 μm** ，叶肉细胞中数十个至上百个不等。
- 叶绿体中的DNA和核糖体可编码和合成自身部分蛋白质
- 叶绿体/线粒体的“内共生假说”

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

一、叶绿体的结构与功能

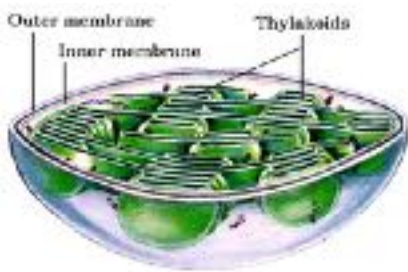
◆ 特征：

椭圆形，叶绿体膜(双层膜)，间质，基粒

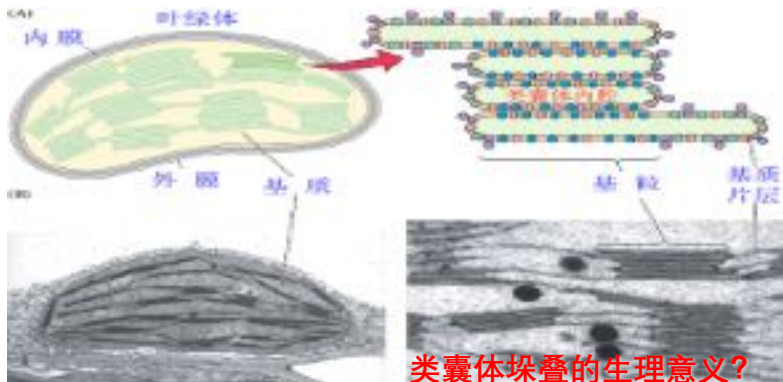
◆ 被膜：

外被膜：非选择性膜。

内被膜：选择性透性膜， NADP^+ 、 H^+ 等不能通过， H_2O 、 O_2 、 CO_2 等可自由通过，其它物质需载体运转通过



第二节 叶绿体的超微结构与光合色素



◆ 类囊体(thylakoid): 呈泡囊状

◇ 基粒类囊体

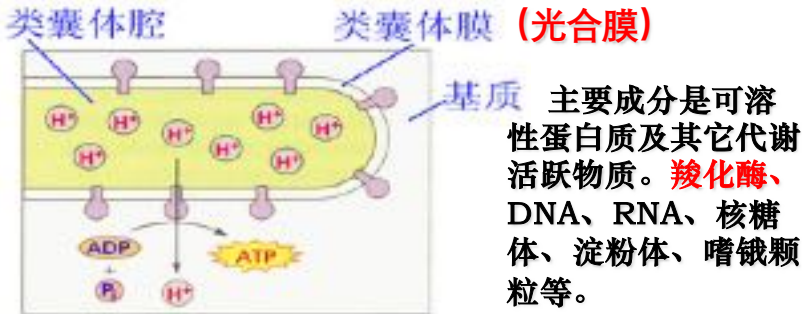
◇ 间质类囊体

○ 使捕光机构密集, 提高捕光能力, 加速光反应。

○ 其上附着有酶, 使光合作用顺利有效进行。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

类囊体腔放大示意图



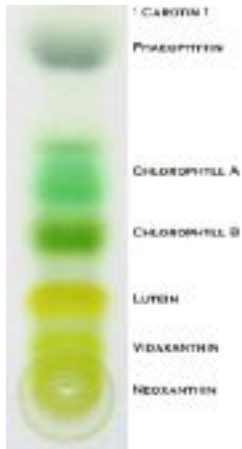
在类囊体膜上进行着光合作用的能量转换，因此称**光合膜**(photosynthetic membrane)。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

二、光合色素的结构与化学性质

光合色素：在光合作用过程中吸收光能的色素统称为光合色素
(Photosynthetic pigments)。

叶绿素、类胡萝卜素和藻胆素。
(pigment protein complex)



第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

1. 叶绿素 (chlorophyll ,chl)

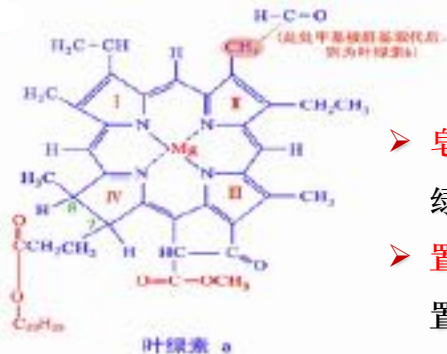
不溶于水，溶于有机溶剂。

通常用80%的丙酮或丙酮:乙醇:水 (4.5:4.5:1) 的混合液来提取叶绿素。

Chl a: $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ 或 $MgC_{32}H_{30}ON_4COOCH_3COOC_{20}H_{39}$

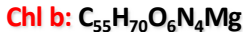
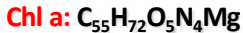
Chl b: $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ 或 $MgC_{32}H_{28}O_2N_4COOCH_3COOC_{20}H_{39}$

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素



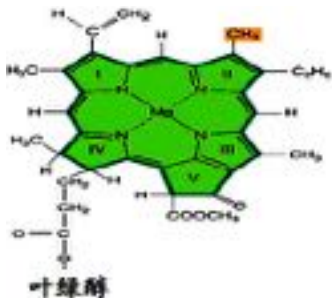
- **皂化反应：**与碱反应生成叶绿素盐、叶醇和甲醇。
- **置换反应：**镁可被氢、铜等置换。

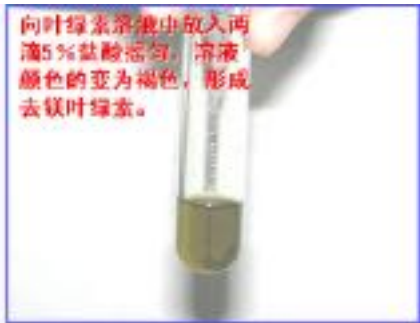
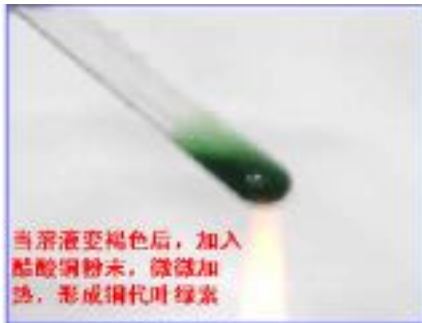
叶绿酸双酯



➤ 叶绿素分子头部

- ✓ 4个吡咯环组成的卟啉环，由4个甲烯基(=CH-)连成大的卟啉环；
- ✓ Mg与4个氮原子结合；
- ✓ 卟啉环共轭双键、镁被光激发引起电子得失；
- ✓ 镁倾向带正电荷，氮原子倾向带负电荷→卟啉环：极性、亲水，可与蛋白质结合；
- ✓ Mg可被 H^+ 、 Cu^{2+} 所取代→去镁叶绿素(pheo)、铜代叶绿素





➤ 叶绿素尾部

植醇(phytol,叶绿醇)，它由四个异戊二烯单位组成的双
萜，是亲脂性脂肪链，决定了叶绿素分子的脂溶性。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

2. 类胡萝卜素 (carotenoid)

溶解性:

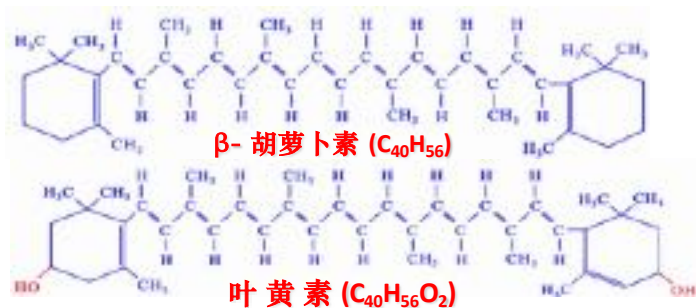
- ✓ 类胡萝卜素不溶于水而溶于有机溶剂。

类型:

- ✓ 胡萝卜素(carotene), 有 α 、 β 、 γ 三种异构体。 β -胡萝卜素VitA (预防和治疗夜盲症)。
- ✓ 叶黄素(lutein), 呈黄色, 是由胡萝卜素衍生的醇类。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

类胡萝卜素的结构: 含有8个异戊二烯单位



功能: 吸收、传递光能, 保护叶绿素光氧化。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

一般情况下，叶绿素/类胡萝卜素 \approx 3:1。



黄色叶片：秋天、逆境、叶衰老时，叶绿素易分解而数量减少，但叶黄素较为稳定

叶色变化的原因？



红色叶片：春天或秋天降温时体内累积糖以适应寒冷，这有利于形成花色素。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

3. 藻胆素 (phycobilin)

存在于红藻和蓝藻中，藻红蛋白(phycoerythrin)、藻蓝蛋白(phyocyanin)和别藻蓝蛋白(allophyocyanin)。

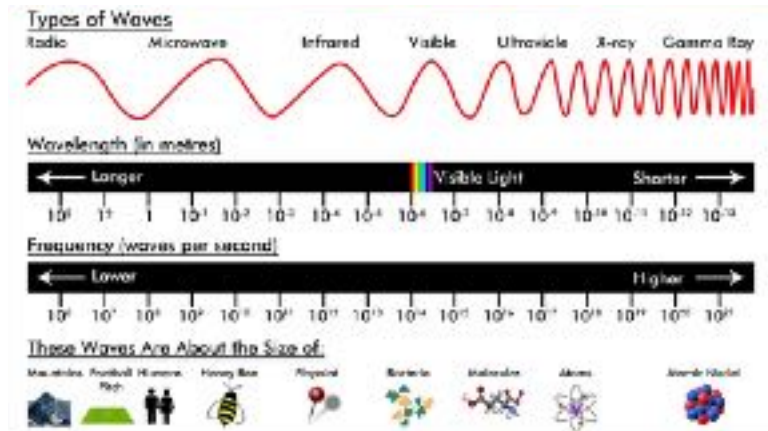


均溶于稀盐溶液中。藻胆素的四个吡咯环形成直链共轭体系，不含镁和叶醇链。

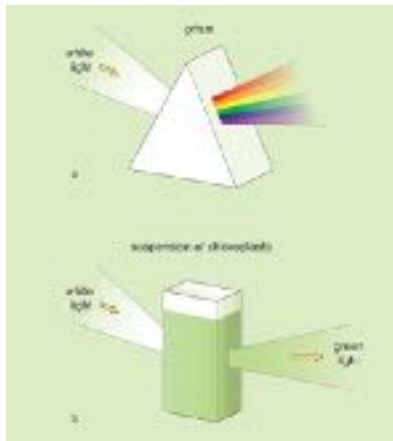
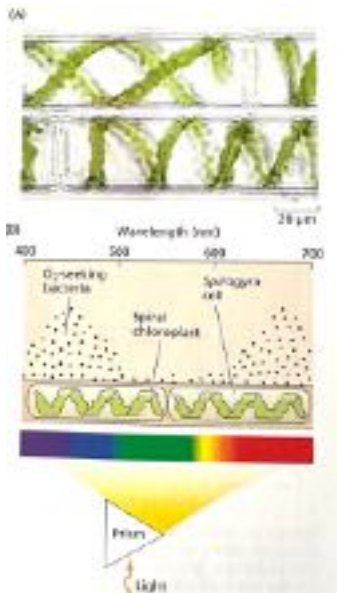
功能：收集和传递光能。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

二、光合色素的吸收光谱



二、光合色素的吸收光谱



第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

Characteristic of light of different wavelengths

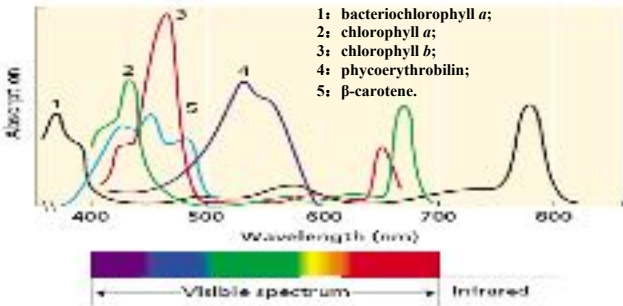
Light	Wavelength (nm)	Kj / mol
Ultraviolet	< 400	297
Violet	400~425	289
Blue	425~490	259
Green	490~560	222
Yellow	560~580	209
Orange	580~640	197
Red	640~740	172

$$E=Lhv=Lhc/\lambda$$

$$L=6.023 \times 10^{23} / \text{mol}; h=6.626 \times 10^{-34} \text{J.s}; c=3.0 \times 10^8 \text{ m/s}$$

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

1、光合色素的吸收光谱



红光: 760~622nm

橙光: 622~597nm

黄光: 597~577nm

绿光: 577~492nm

青光: 492~450nm

蓝光: 450~435nm

紫光: 435~390nm

类胡萝卜素吸收光谱: 吸收高峰在400-500nm蓝紫光区, 不吸收长波光。

叶绿素吸收光谱: 640-660nm红橙光区, 430-450nm蓝紫光区。对绿光的吸收极少, 故溶液呈绿色。

Photochemistry beyond the red limit in chlorophyll f-containing photosystems

Sebastian W. Homborg¹, Annette Wenzel¹, Ingrid Isenhardt², Albert Triller¹, Hans-Joachim Löhmann¹, Louis A. Nottmann¹, Wenzel
 1 Institute of Molecular Plant Physiology, 2 Institute of Molecular Plant Physiology

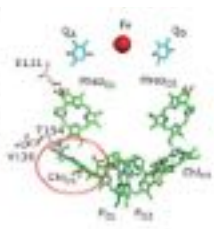
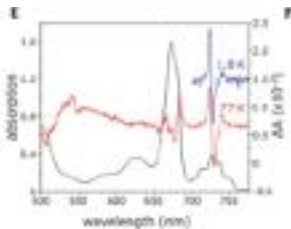
Received 10 Jun 2019
 PNAS 2019 November 14, vol. 116, no. 46, pp. 23111–23117
 DOI: 10.1073/pnas.1911111116



Abstract
 Chlorophyll f (Chl f) is a red-far-red light-absorbing pigment that extends the range of photosynthetic activity to shorter wavelengths. Chl f is found in the photosynthetic apparatus of cyanobacteria and in the photosynthetic apparatus of chlorophyll f-containing algae. Chl f is a red-far-red light-absorbing pigment that extends the range of photosynthetic activity to shorter wavelengths. Chl f is found in the photosynthetic apparatus of cyanobacteria and in the photosynthetic apparatus of chlorophyll f-containing algae.

INTRODUCTION

Chlorophyll f (Chl f) is a red-far-red light-absorbing pigment that extends the range of photosynthetic activity to shorter wavelengths. Chl f is found in the photosynthetic apparatus of cyanobacteria and in the photosynthetic apparatus of chlorophyll f-containing algae.



RESULTS
 Chlorophyll f (Chl f) is a red-far-red light-absorbing pigment that extends the range of photosynthetic activity to shorter wavelengths. Chl f is found in the photosynthetic apparatus of cyanobacteria and in the photosynthetic apparatus of chlorophyll f-containing algae.

DISCUSSION
 Chlorophyll f (Chl f) is a red-far-red light-absorbing pigment that extends the range of photosynthetic activity to shorter wavelengths. Chl f is found in the photosynthetic apparatus of cyanobacteria and in the photosynthetic apparatus of chlorophyll f-containing algae.

CONCLUSIONS
 Chlorophyll f (Chl f) is a red-far-red light-absorbing pigment that extends the range of photosynthetic activity to shorter wavelengths. Chl f is found in the photosynthetic apparatus of cyanobacteria and in the photosynthetic apparatus of chlorophyll f-containing algae.

ACKNOWLEDGMENTS
 Chlorophyll f (Chl f) is a red-far-red light-absorbing pigment that extends the range of photosynthetic activity to shorter wavelengths. Chl f is found in the photosynthetic apparatus of cyanobacteria and in the photosynthetic apparatus of chlorophyll f-containing algae.

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

阴生植物和阳生植物叶绿素组成的差别：

阳生植物： 叶绿素a/b约为3:1

阴生植物： 叶绿素a/b约为2 :3

不同碳同化类别植物叶绿素组成的差别：

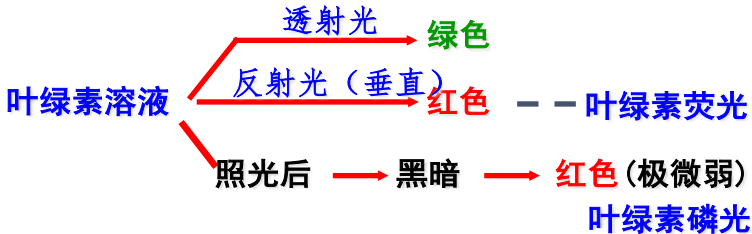
C3植物： 叶绿素a/b约为2.8

C4植物： 叶绿素a/b约为3.9

CAM植物： 叶绿素a/b约为2.5 ~ 3.0

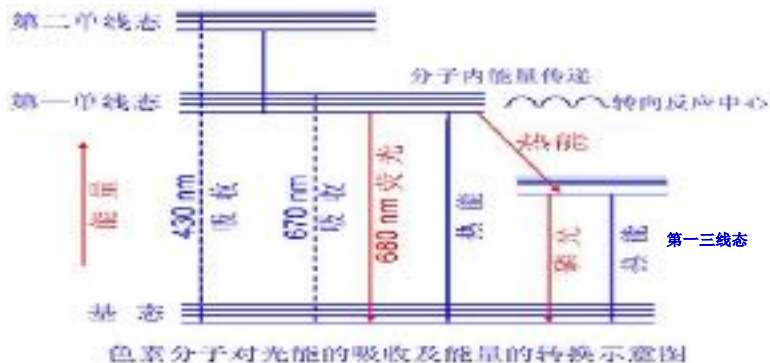
第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

2. 叶绿素的荧光现象和磷光现象



- 荧光寿命短($10^{-8} \sim 10^{-10}$ s)、磷光较长 (2~10s) 。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素



荧光：第一单线态回到基态所发射的光。

磷光现象：叶绿素光照后去掉光源后继续发出极弱的红光。



Chlorophyll fluorescence emission



第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

三、叶绿素的合成的生物合成及降解

1、叶绿素的生物合成

谷氨酸 (α -酮戊二酸) \rightarrow δ 氨基酮戊酸 (ALA)
 \rightarrow 胆色素原 \rightarrow 尿卟啉原 III \rightarrow 粪卟啉原 III (厌氧条件)
, 脱羧、脱氢、氧化 \rightarrow 原卟啉 IX (形成叶绿素和亚
铁血红素的分水岭) \rightarrow Mg-原卟啉甲酯 (酯化、还原
) \rightarrow 原叶绿酸酯- (光+NADPH) \rightarrow 形成叶绿素酸酯
a+ (叶绿醇) \rightarrow 叶绿素a。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

2、影响叶绿素生物合成的条件

原叶绿酸酯→叶绿素酸酯a

(1) 光照

植物在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**。

藻类、苔藓、蕨类和松柏科植物黑暗中可合成叶绿素？



第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

遗传因素控制：

有些白化苗、突变体即使在合适的条件下也不能合成叶绿素。

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不能合成叶绿素。有些病毒也能引起斑叶。



第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

(2) 温度

最低2-4℃、最高40℃、最适20-30℃。

(3) 矿质元素

N/Mg为组成成分；Fe/Cu/Mn/Zn是叶绿素合成中酶促反应的辅因子。

(4) 水分

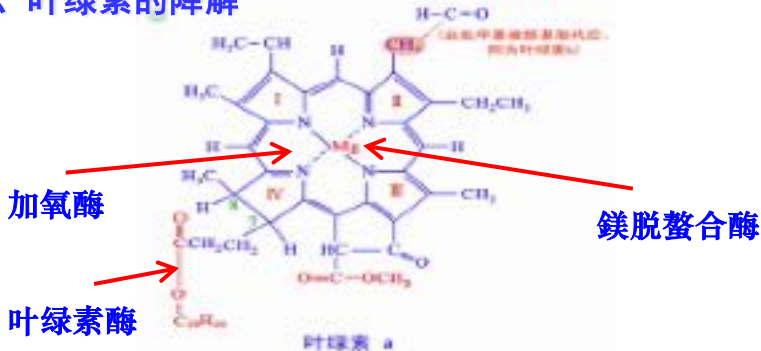
缺水抑制合成甚至引起降解。

(5) O₂

缺氧导致Mg-原卟啉IX 及Mg-原卟啉甲酯积累，强光导致叶绿素光氧化。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

3、叶绿素的降解



第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

四、叶绿素蛋白复合体

叶绿素以非共价键结合在蛋白质上，以色素蛋白质复合体插入内囊体膜，按所含叶绿素分**叶绿素a蛋白复合体和叶绿素a/b蛋白复合体**。

1、叶绿素a蛋白复合体

CPI:PSI及其天线色素，30%chl_a;

CPa:PSII及其天线色素，10%chl_a;

共同特点：结合有chl_a，含有 β -carotene，与反应中心紧密联系，分子质量较大。

第二节 叶绿体的超微结构与光合色素

2、叶绿素a/b蛋白复合体(LHC)

LHC (light harvesting complex): 结合50% chl_a，全部chl_b和大部分的类胡萝卜素，吸收和传递光能，LHCI (PSI的天线) 和LHCII(PSII的天线)。

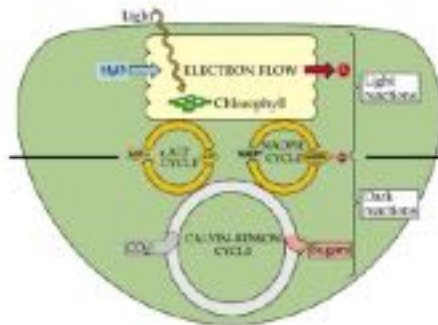
LHCI: LHC I-730和LHC I-680两种复合体。

LHCII: LHC IIa (CP29)、LHC IIc (CP26)、LHC IId (CP24)和LHC IIb (简称LHC II)。

第三节 光合作用的机制

- 一、光能的吸收、传递与转移
- 二、光合电子传递与质子转移
- 三、光合磷酸化
- 四、碳同化 (CO₂ assimilation)
- 五、光合作用的产物

A two(=multi)part photosynthetic process:



1) Light-dependent reactions

PHOTOCHEMISTRY.

Light energy captured by chlorophyll is (PARTLY) used for ATP and NADPH synthesis from ADP and NADP⁺.

2) Light-independent reactions

BIOCHEMISTRY.

ATP and NADPH are used to reduce and fix CO₂ generating sugars in the C-B-B cycle.

Photosynthetic Reactions

- **Light Reaction** – only in the presence of light

- They are the energy-capturing reactions
- Chlorophyll absorbs solar energy
- This energizes electrons
- Electrons move down electron transport chain
- **Pumps H⁺ into thylakoids inner space**
- Used to make **ATP** out of ADP and **NADPH** out of NADP⁺

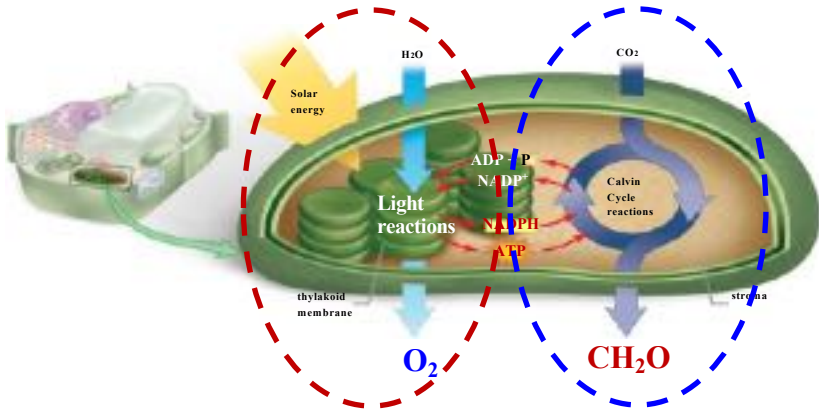
Primary reaction

Electron transport &
photophosphorylation

- **Calvin Cycle Reaction** in stroma

- CO₂ is reduced to a carbohydrate
- Use ATP and NADPH produced carbohydrate
- They are synthetic reactions

Photosynthesis Overview



一、光能的吸收、传递与转移

1、原初反应(primary reaction)

是指光合色素对光能的吸收、传递与转换过程。

特点： a: 速度快； b: 与温度无关； c: 量子效率1。

光合色素按功能区分分为二类：

(1) **反应中心色素**(reaction centre pigments)

(2) **聚光色素**(light-harvesting pigments)，又称天线色素(antenna pigments)

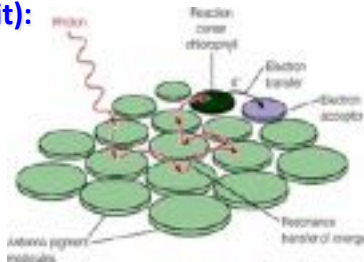
一、光能的吸收、传递与转移

2、光合单位(photosynthetic unit):

每吸收与传递1个光量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的数目。

光合单位由**聚光色素系统**和**反应中心**组成。

光合单位：结合于类囊体膜上能完成光化学反应的最小功能单位。



能量传递：激子传递和共振传递

一、光能的吸收、传递与转移

3、光合作用反应中心(reaction center):

进行原初反应的最基本的功能单位，至少包括一个中心色素分子或称原初电子供体(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色素蛋白复合体。

原初电子受体：PSI为A, PSII为Pheo

次级电子供体：PSII为H₂O, PSI为 (plastocyanin, PC)



The Nobel Prize in Chemistry 1988



Photo from The Nobel
Foundation archive

Johann Deisenhofer

Prize share: 1/3



Photo from The Nobel
Foundation archive

Robert Huber

Prize share: 1/3



Photo from The Nobel
Foundation archive

Hartmut Michel

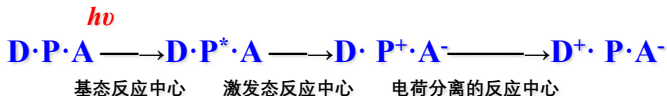
Prize share: 1/3

The Nobel Prize in Chemistry 1988 was awarded jointly to Johann Deisenhofer, Robert Huber and Hartmut Michel "for the determination of the three-dimensional structure of a photosynthetic reaction centre"

<https://www.nobelprize.org/prizes/chemistry/1988/summary/>

一、光能的吸收、传递与转移

光引起反应中心色素分子与原初电子受体间的氧化还原反应成为**光化学反应**。



P: 反应中心色素分子(原初电子供体)

D: 次级电子供体 A: 原初电子受体

- 高等植物的最终电子供体是**水**;
- 原初电子供体是中心色素分子 (**P700/P680**)
，最终电子受体是**NADP⁺**。

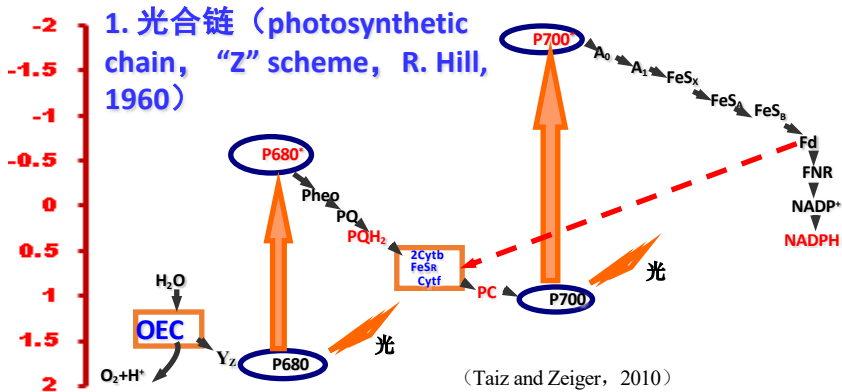
天线色素分子吸收光子而被激发，以“激子传递”或“共振传递”两种方式传递能量。

- 激子是一种带有一对电子和空穴的特别准粒子（quasi-particles），可以转移能量但不能转移电荷。
- 诱导共振：

一个色素分子吸收光被激发后，其中的高能电子的振动会引起附近的另一个分子中某一个电子的振动（共振）。

- ✓能量能在相同色素分子间、也能在不同色素分子间传递。
- ✓定向传递，沿着波长较长即能量水平较低的方向传递，最终传递给反应中心。
- ✓传递的效率较高，少量能量以热能形式散失，波长变长。
- ✓光电物理过程。

二、电子传递与质子转移



二、 电子传递与质子转移

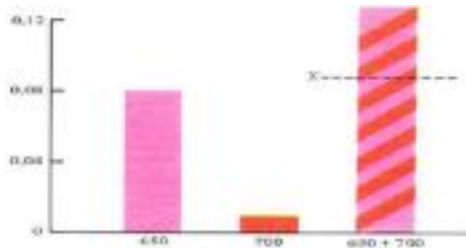
2. 红降与爱默生现象

- **量子产额(quantum yield):** 指每吸收一个光量子后释放出的氧分子数(1/10~1/8)。
- **量子需要量:** 植物每放出一分O₂或同化一分子CO₂所需的光量子数目(8~10)。
- **红降:** 用光波大于685nm的远红光照射小球藻时, 虽然光量子仍可被叶绿素大量吸收, 但量子产额急剧下降, 这种现象被称为红降(red drop)。

二、 电子传递与质子转移

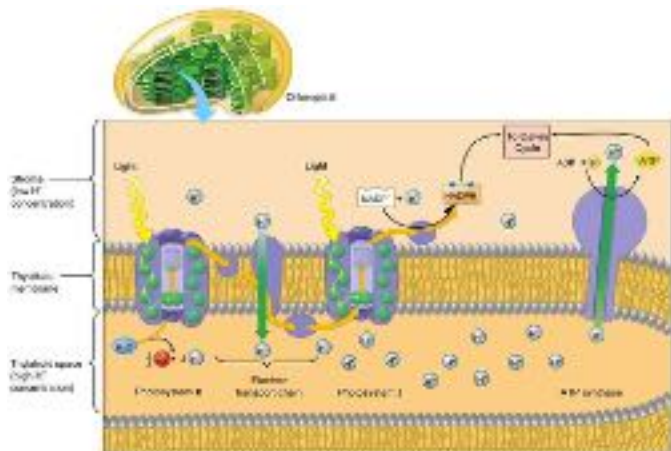
Emerson effect (R.Emerson, 1957):

红光和远红光两种波长的光促进光合效率的现象叫做双光增益效应或爱默生效应(Emerson effect)。



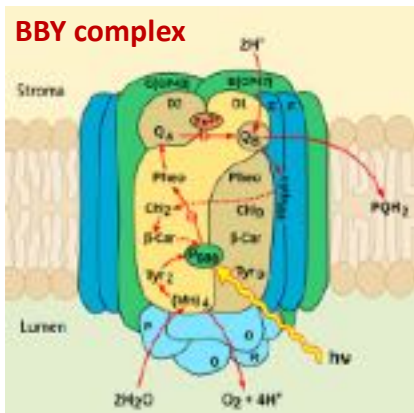
二、 电子传递与质子转移

3. 光合电子传递体及其功能



二、 电子传递与质子转移

(1) PSII复合体



- 17.5nm
 - P680
 - 水的光氧化与质体醌还原
- $$2\text{H}_2\text{O} + 2\text{PQ} \rightarrow \text{O}_2 + 2\text{PQH}_2$$

二、 电子传递与质子转移

● 希尔反应

离体叶绿体在光下所进行的分解水、放出O₂的反应称之为**希尔反应(Hill reaction)**。

R. Hill(1937)发现, 将离体叶绿体加到具有氢受体(A, 如2, 6-二氯酚靛酚、苯醌、NADP⁺、NAD⁺等)的水溶液中, 照光后即放出氧气:



二、 电子传递与质子转移

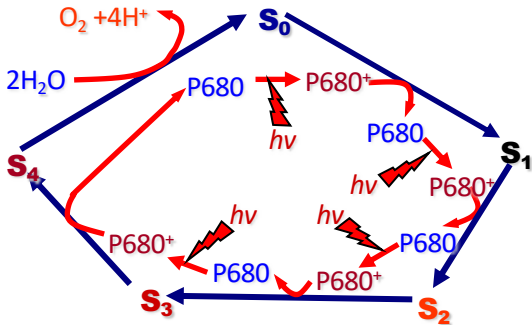
- 放氧机制

锰稳定蛋白(manganese stabilizing protein, MSP), 与 **Mn、Ca²⁺、Cl⁻**组成放氧复合体(oxygen-evolving complex, OEC), 与PSII一起参与氧的释放。

法国学者P. Joliot(1969)通过闪光处理暗适应的叶绿体O₂产生以4位周期变化, **第三次闪光放O₂最多**。Kok等(1970)据此提出了H₂O氧化机制的模型 (**water oxidizing clock或Kok clock**) 。

二、 电子传递与质子转移

Kok clock: 放氧复合体 (OEC)
上的含锰蛋白有5种形式 (S_0 - S_4)，P680每接收一个光量子，有能力推动 S_n 向前移动至 S_{n+1} ，直到 S_4 ，可以一次从水分子中夺取 $4e$ ，使水氧化，释放 O_2 。



水裂解放氧中的S状态变化

Oxygen-evolving complex



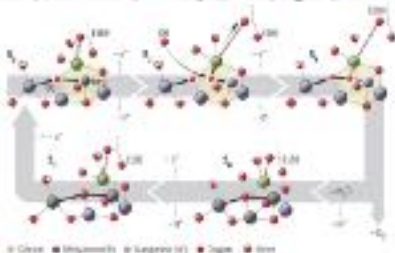
RESEARCH ARTICLE

An oxyl/oxo mechanism for oxygen-oxygen coupling in PSII revealed by an x-ray free-electron laser

Michihito Inoue^{1,2,3,4}, Fumehiko Aiba^{1,2,3}, Keitaro Yamaoka^{1,2,3}, Yoshiki Nakajima^{1,2,3}, Shu Oono^{1,2,3}, Hongjie Li^{1,2,3}, Takahiro Yamanaka^{1,2,3,4}

[+ See all authors and affiliations](#)

Science 18 Oct 2019
Vol. 365, Issue 6465, pp. 224–230
[DOI: 10.1126/science.aba4992](https://doi.org/10.1126/science.aba4992)



二、 电子传递与质子转移

(2) 质体醌 (plastoquinone, PQ) 和质蓝素 (plastocyanin, PC)

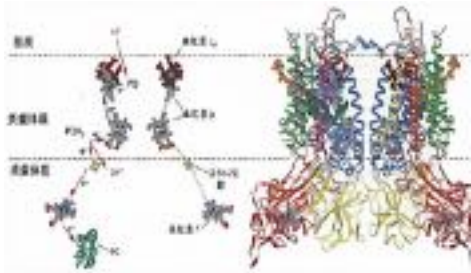
质醌有氧化态 (PQ)、还原态(PQH₂)和半醌(PQ⁻)等, **PSII**和**细胞色素b₆f**复合体之间的电子载体。

PC是水溶性的含铜蛋白质, 存在于类囊体腔内, **细胞色素b₆f**复合体和**PSI**之间实现单电子传递。

二、 电子传递与质子转移

(3) Cytochrome b₆f complex

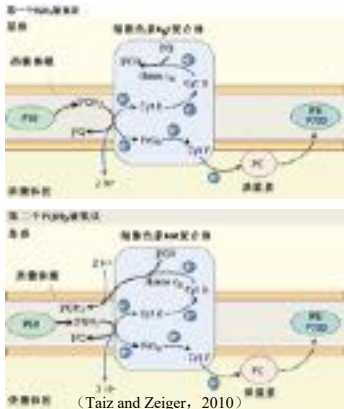
包含：2Cyt b、1Cyt c
(过去称Cyt f)、
1FeS_R、和2个醌氧化还
原位点。辅助因子包括
1个血红素 (Heme C_n)
、1个叶绿素、1个类胡
萝卜素。



左侧是辅助因子结构，右侧是蛋白质结构

蓝藻细胞色素b₆f复合体的结构

二、 电子传递与质子转移



● Q循环/PQ穿梭

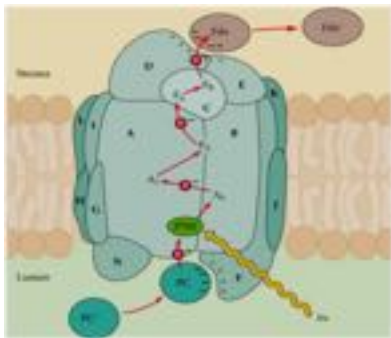
Cyt b_6/f 复合体在**第一个PQH₂**被氧化时， $1 e \rightarrow \text{FeS}_R \rightarrow \text{Cyt}f \rightarrow \text{PC} \rightarrow \text{P700}$ ， $1 e \rightarrow \text{Cyt} b \rightarrow \text{PQ} \rightarrow \text{PQ}^-$ ， 2H^+ 释放到类囊体腔中。

在**下一个PQH₂**氧化时， $1 e \rightarrow \text{FeS}_R \rightarrow \text{Cyt}f \rightarrow \text{PC} \rightarrow \text{P700}$ ， $1 e \rightarrow \text{Cyt} b \rightarrow \text{PQ}^- \rightarrow \text{PQH}_2$ ，同时从基质中获取质子。
。这就是一个Q循环。

经过氧化2个PQH₂，向P700传递2e，还原1分子PQ，转运4 H⁺到类囊体腔中，形成了跨膜的电化学势能。

二、 电子传递与质子转移

(4) PSI反应中心结构



- 内囊体膜外侧
- **11nm**
- **P700**
- **FNR**
- **$\text{NADP}^+ \rightarrow \text{NADPH}$**

二、 电子传递与质子转移

● PSII和PSI的比较

复合体	颗粒大小	直径 /nm	类囊体膜	抑制剂	光化学反应	特征
PSII	大	17.5	内侧	敌草隆 /DCMU	短波光 P680	水的光解 放氧(类囊体腔)
PSI	小	11	外侧	DCMU 无抑制	长波光 P700	NADP⁺ 的还原(基质)

DCMU：二氯苯基二甲脲

二、 电子传递与质子转移

(5) ATP合酶



(Taiz and Zeiger, 2010)

- ATP酶又叫ATP合成酶，也称偶联因子或 CF_1 - CF_0 复合体；
- 叶绿体的ATP酶与线粒体、细菌膜上的ATP酶结构十分相似，都由两个蛋白复合体组成。

名词/符号（复习用）

放氧复合体 (OEC)：积累 $4e^-$ ，从水中释放 O_2 。

Z：PS II 的电子供体（D1亚基的Tyr残基）。

去镁叶绿素 (pheo)

质体醌 (plastoquinones)：

Q_A ：与D2蛋白结合，电子递体，每次接受一个电子

Q_B ：与D1蛋白结合，电子递体，每次接受两个电子

PQ：可以移动的质体醌，传递电子和质子。

PC：质蓝素 (plastocyanin)

A_0 、 A_1 ：PSI的原初、次级电子受体

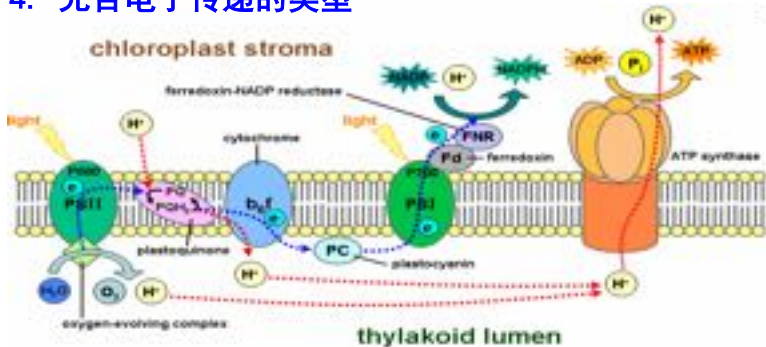
FeS_x 、 FeS_A 、 FeS_B ：PSI的铁硫蛋白，吸收430nm (P_{430})

Fd：铁氧还蛋白 (Ferredoxin)。

FNR：Fd-NADP⁺还原酶。

二、 电子传递与质子转移

4. 光合电子传递的类型



二、 电子传递与质子转移

(1) 非环式电子传递(noncyclic electron transport)

指水光解放出的电子经PSⅡ和PS I 两个光系统，最终传给NADP⁺的电子传递。



通过非环式电子传递，每传递4个电子，分解2分子H₂O，释放1个O₂，还原2个NADP⁺，吸收8个光量子，量子产额为1/8。同时运转8个H⁺进入类囊体腔。

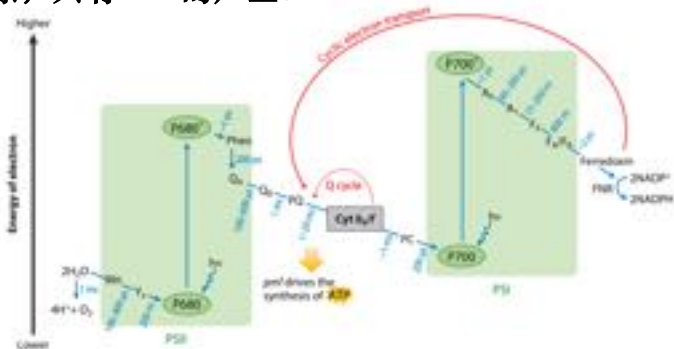
二、 电子传递与质子转移

(2) 环式电子传递(cyclic electron transport)

指PS I 产生的电子传给Fd，再到Cyt.b₆/f复合体，然后经PC返回PS I 的电子传递。

PS I → Fd → (NADPH → PQ) → Cyt b₆/f → PC → PS I

特点：电子传递途径是闭路的，不释放O₂，也无NADP⁺的还原，只有ATP的产生。



二、 电子传递与质子转移

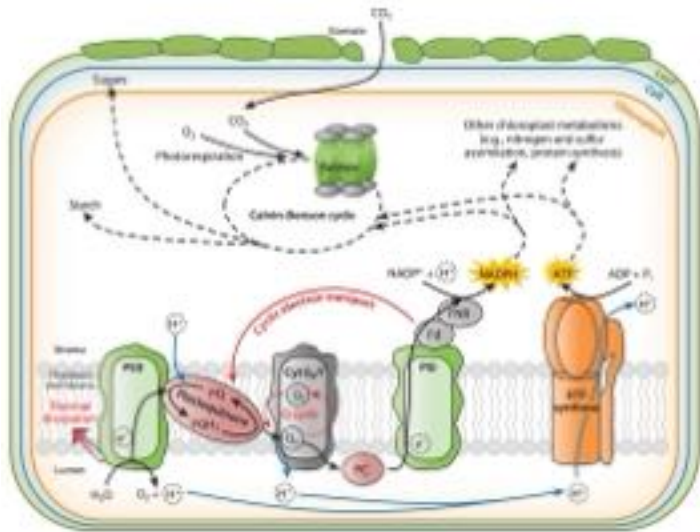
III 假环式电子传递(pseudocyclic electron transport)

指水光解放出的电子经PSⅡ和PS I，最终传给O₂的电子传递。亦称为**Mehler反应**。



特点：有O₂的释放, ATP的形成, 无NADPH的形成。
电子的最终受体是O₂，生成超氧阴离子自由基(O₂⁻)，植物光合细胞产生O₂⁻的主要途径。

三、光合磷酸化 (photophosphorylation)



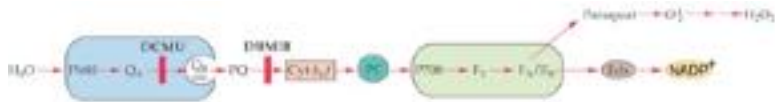
- 叶绿体在光下将无机磷 (P_i) 与ADP合成ATP的过程。

三、光合磷酸化（对比氧化磷酸化）

1. 光合磷酸化的类型

与电子传递偶联，光合磷酸化也被分为三种类型：

- 非环式光合磷酸化（noncyclic photophosphorylation）
- 环式光合磷酸化(cyclic photophosphorylation)
- 假环式光合磷酸化(pseudocyclic photophosphorylation)



三、光合磷酸化（对比氧化磷酸化）

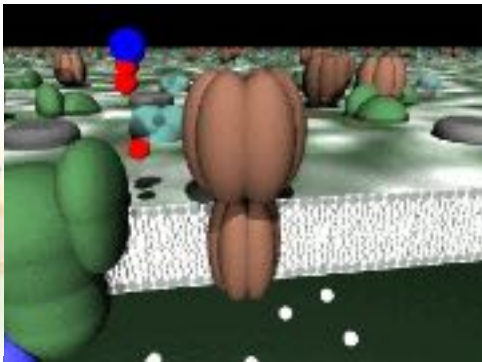
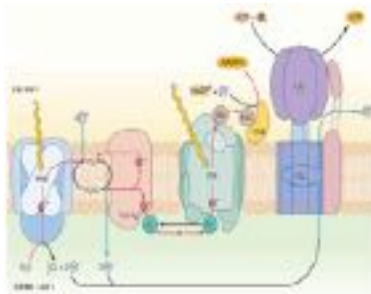
2. 光合磷酸化的机理

Chemiosmotic mechanism (Peter Mitchell 1960)

- (1) **PSII**光解水时在类囊体膜内释放 H^+ ;
- (2) **PQ**把膜外基质中的 H^+ 转运至类囊体腔内。
- (3) 质子沿浓度梯度通过偶联因子（ATP合酶）返回膜内时，催化ADP和 P_i 合成ATP。

三、光合磷酸化（对比氧化磷酸化）

- 化学渗透学说



三、光合磷酸化

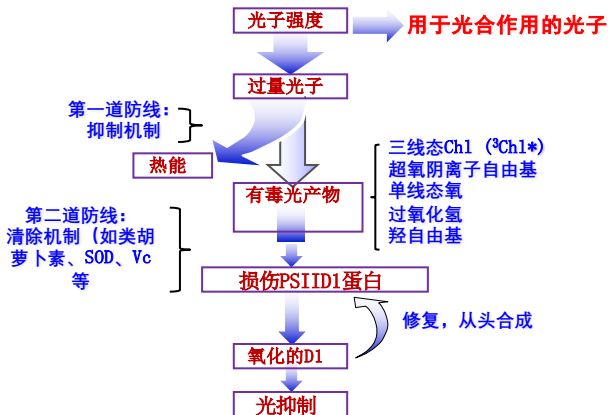
3. 同化力(assimilatory power)

同化力: ATP和NADPH两者均在暗反应中用于 CO_2 的同化和还原, 故合称**同化力**。

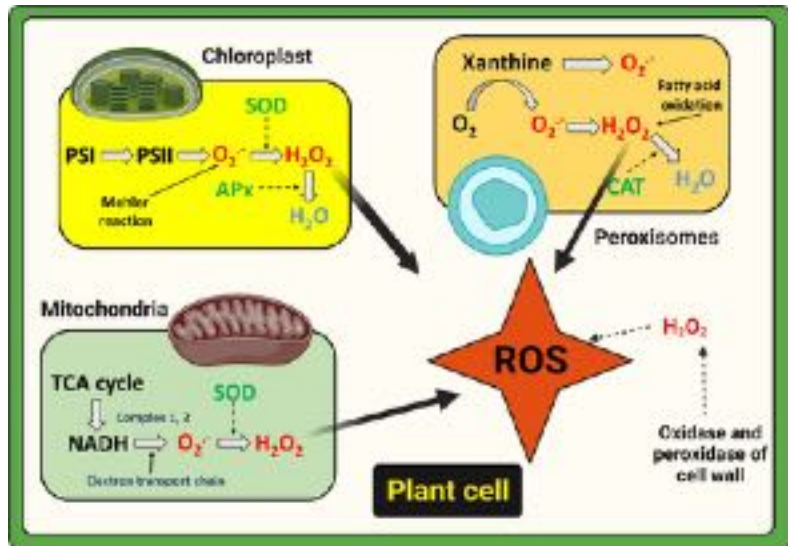
光合电子传递抑制剂: 除DCMU抑制PSII上Q向PQ的电子传递外, **羟胺**抑制 H_2O 向PSII的电子传递;

解偶联剂: DNP、 NH_4^+ 可增加膜对 H^+ 的透性, 抑制ATP的形成; **寡霉素**可作用于 CF_0 , 也抑制ATP的形成。

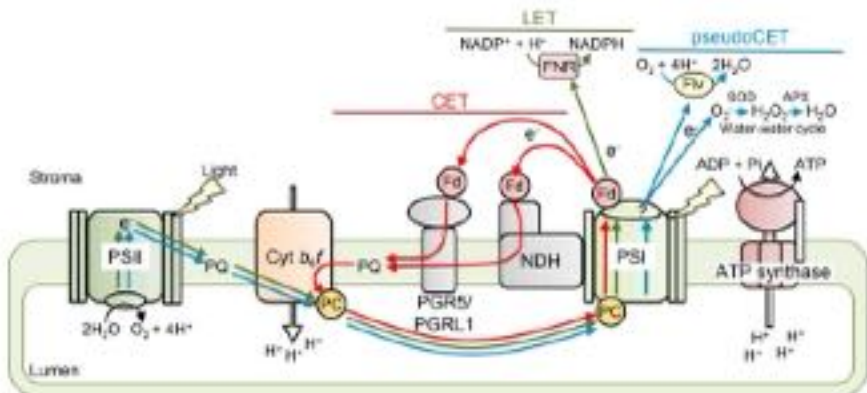
● 光能的分配调节与光保护



植物体内过氧化物主要来源



小结



第三节 光合作用的机制

四、光合作用的碳同化 (Carbon assimilation)

1. C_3 途径
2. C_4 途径
3. 景天酸代谢途径(CAM)
4. 不同碳同化类型植物光合特征比较

四、光合作用的碳同化

二氧化碳同化 (CO_2 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 CO_2 转化为碳水化合物的过程。

高等植物的碳同化途径有三条：

- C_3 途径
- C_4 途径
- CAM（景天酸代谢）途径

四、光合作用的碳同化

1. C_3 途径(C_3 pathway)

以核酮糖二磷酸(RuBP)为 CO_2 受体、 CO_2 固定后的最初产物为三碳化合物磷酸甘油酸 (PGA)的光合途径，亦称 **Calvin cycle, 或还原戊糖磷酸途径(reductive pentose phosphate pathway, RPPP)或Calvin- Benson cycle**。

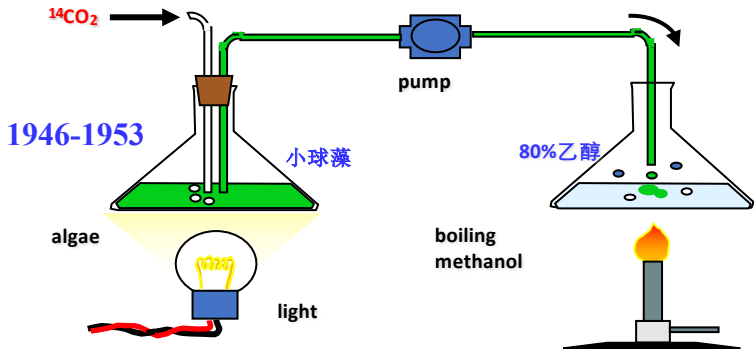
C_3 植物：只具有卡尔文循环，按照 C_3 途径固定、同化 CO_2 的植物。

四、光合作用的碳同化

Melvin Calvin, (1911-1997) Nobel Laureate, chemistry, 1961



四、光合作用的碳同化

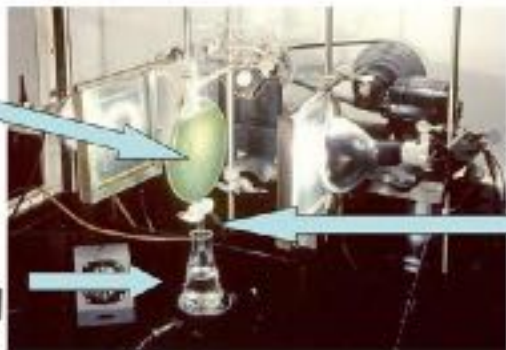


- 60秒， ^{14}C 分布于C3、C4，C5，C6，C7化合物；2秒， ^{14}C 出现在3-磷酸甘油酸上（PGA）。

Calvin's Experiment – the light independent reaction of photosynthesis

Suspension of Algae

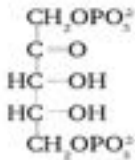
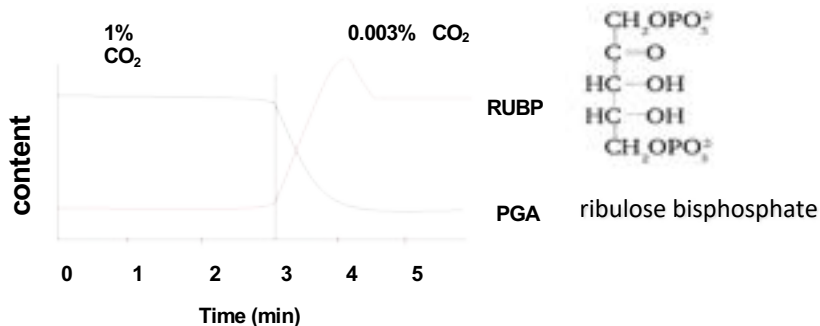
Hot Methanol



CO₂ labelled with radioactive ¹⁴C

四、光合作用的碳同化

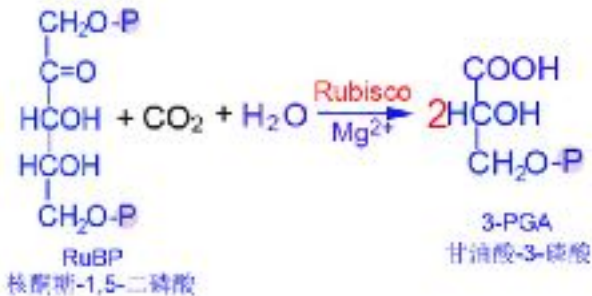
受体是二碳化合物？



ribulose biphosphate

四、光合作用的碳同化

(1) 羧化阶段



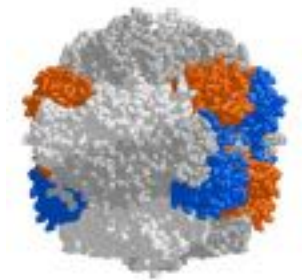
Ribulose 1,5-bisphosphate

3-Phosphoglycerate

四、光合作用的碳同化

Rubisco即核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase, **RuBPC/RuBPO**)的简称。

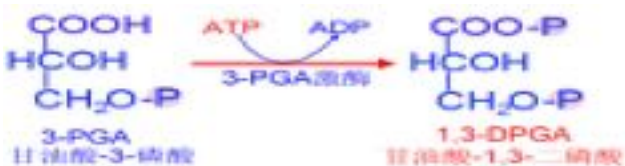
Rubisco约占叶中可溶蛋白质总量的40%以上，由8个大亚基（约56KD）和8个小亚基（约14KD）构成（ L_8S_8 ），分别由叶绿体和核基因编码，活性部位在大亚基上。



Rubisco是自然界含量最多的蛋白质

(2) 还原阶段

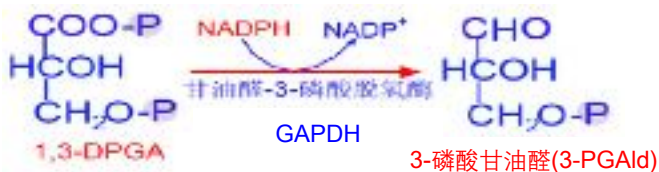
(A)



3-Phosphoglycerate

1,3-Bisphosphoglycerate

(B)



1,3-Bisphosphoglycerate

Glyceraldehyde 3-phosphate

四、光合作用的碳同化

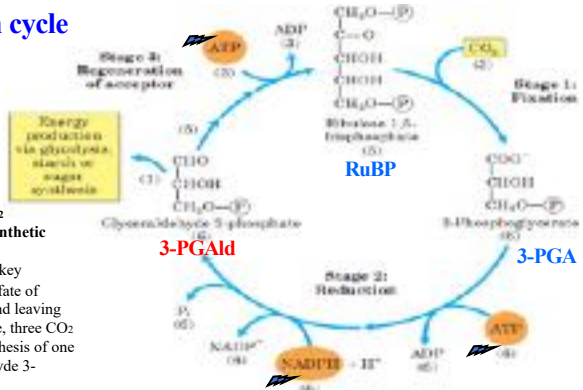
(3)再生阶段

由PGA1d经过一系列的转变，重新形成CO₂受体RuBP的过程。

包括3-、4-、5-、6-、7-碳糖的一系列异构化反应，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，构成了一个循环。

四、光合作用的碳同化

● The Calvin cycle



The three stages of CO_2 assimilation in photosynthetic organisms.

Stoichiometries of three key intermediates reveal the fate of carbon atoms entering and leaving the cycle. As shown here, three CO_2 are fixed for the net synthesis of one molecule of glyceraldehyde 3-phosphate (G3P).

四、光合作用的碳同化

C₃途径的总反应式为：



每同化**1mol CO₂**，要消耗**3mol ATP**和**2mol NADPH**。还原**3mol CO₂**可输出一个**磷酸丙糖(GAP或DHAP)**。

***磷酸丙糖(叶绿体)** \longrightarrow **淀粉(白天)**
 L **细胞质** \longrightarrow **蔗糖**

四、光合作用的碳同化

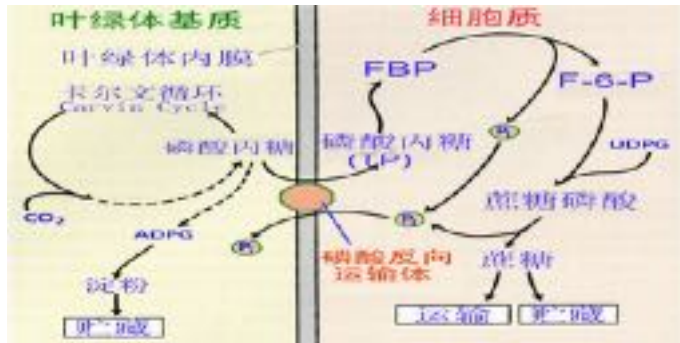
(4) C_3 途径的调节

①自动催化调节作用：调节RuBP等中间产物数量，使 CO_2 的同化速率处于某一“稳态”的机制，称为 C_3 途径的自动催化调节。

②光调节作用：Rubisco、GAPDH等属于光调节酶。pH \uparrow 、基质中 Mg^{2+} 增加、硫氧还蛋白(thioredoxin, Td)等激活酶活性。

四、光合作用的碳同化

③光合产物输出速率的调节



四、光合作用的碳同化

2. C_4 途径 (C_4 pathway)

C_4 途径: 以磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP) 为 CO_2 受体, CO_2 固定后的最初产物是四碳二羧酸OAA的光合途径。亦称为 C_4 -二羧酸途径 (C_4 -dicarboxylic acid pathway), 也叫Hatch - Slack途径。

C_4 植物: 按照 C_4 途径固定、同化 CO_2 的植物。被子植物中有20多个科近2 000种。

C₄作物举例



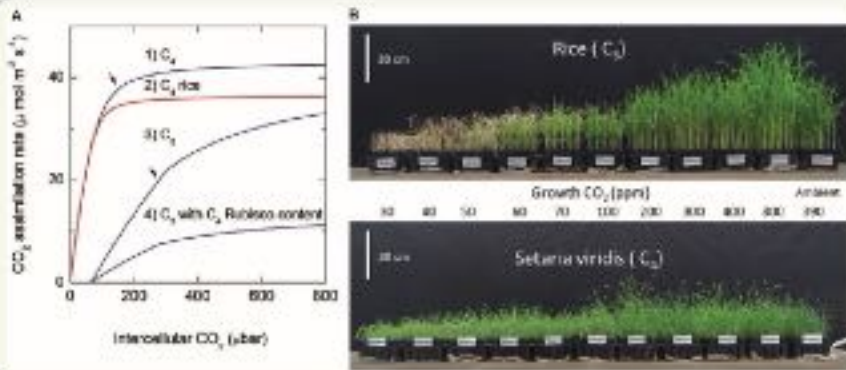
甘蔗(sugarcane)



苋菜(amaranth)

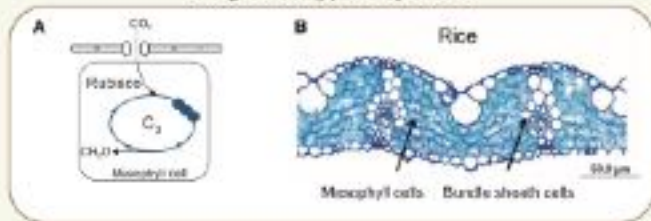


Plant Metabolism

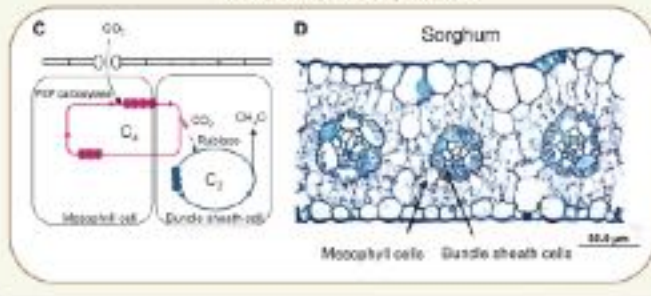


Caemmerer et al., 2012

Single cell C_3 photosynthesis



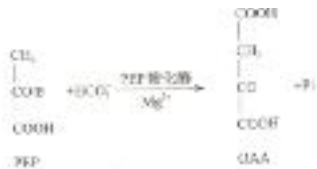
Two cell C_4 photosynthesis



四、光合作用的碳同化

①羧化反应

➤ 叶肉细胞胞质中进行



②还原或转氨作用:



➤ 叶绿体中进行



➤ 叶肉细胞胞质中进行

四、光合作用的碳同化

③脱羧反应: 在BSC中释放CO₂, 由C₃途径同化;

亚类型	BSC内的脱羧反应
NADP-ME	$\text{Mal} \rightarrow \text{Mal} \xrightarrow[\text{NADP}^+ \text{ NADPH}]{\text{叶绿体}} \text{Pyr} + \text{CO}_2$
NAD-ME	$\text{Asp} \rightarrow \text{Mal} \xrightarrow[\text{NAD}^+ \text{ NADH}]{\text{线粒体}} \text{Pyr} + \text{CO}_2$
PEPCK	$\text{Asp} \rightarrow \text{OAA} \xrightarrow[\text{ATP} \text{ ADP}]{\text{细胞质}} \text{PEP} + \text{CO}_2$

四、光合作用的碳同化

- **NADP-苹果酸酶型(NADP-ME型)**

如玉米、甘蔗、高粱、马唐等即属此类。

脱羧的部位：BSC的**叶绿体**，**NADP-ME**。

特点：以**Mal**转运形式进入BSC,脱羧后以**丙酮酸**运出。



四、光合作用的碳同化

● NAD - 苹果酸酶型 (NAD-ME型)

如蟋蟀草、狗芽根、马齿苋和黍等属于此类。**脱羧的部位**：BSC的**线粒体**，**NAD-ME**。

特点：叶肉细胞和鞘细胞中具有**高活性的Asp和Ala氨基转移酶以及NAD-ME**。
。以**Asp**转运形式进入BSC,脱羧后以**Ala**运出, **NADP-ME**和**PCK**活性均很低。



四、光合作用的碳同化

- **PEP羧化激酶型(PEPCK型)**

如羊草、无芒虎尾草、卫茅、鼠尾草等属于此类。

脱羧的部位：主要在BSC的**细胞质**，或**线粒体**。

特点：BSC的细胞质中PEP羧化激酶活力很高。

以**Asp**转运形式进入BSC,脱羧后以**PEP或Pyr**运出，Pyr经PPDK催化形成PEP。



四、光合作用的碳同化

④底物再生：再生出PEP。

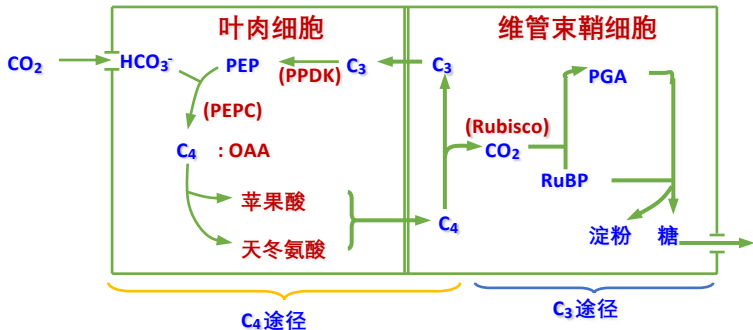
Mal或Asp在BSC中脱羧后变成的丙酮酸

(pyruvic acid) → 叶肉细胞叶绿体中，经丙酮酸磷酸双激酶(pyruvatephosphate dikinase, PPDK)催化和ATP作用→PEP，使反应循环进行。

部分植物BSC转运到叶肉细胞是PEP或丙氨酸。

C₄途径的化学历程

CO₂ 泵



PEPC: PEP羧化酶; PPDK: 丙酮酸磷酸二激酶

四、光合作用的碳同化

● C₄途径的调节

- **光**:活化C₄途径中的PEPC、NADP-MD和PPDK，在暗中这些酶则被钝化。
- **代谢物**: Mal和Asp抑制PEPC活性，而G6P、PEP则增加其活性。
- **Mn²⁺和Mg²⁺**:是NADP-ME、NAD-ME、PCK的活化剂。



四、光合作用的碳同化

3. 景天科酸代谢途径 (CAM)

夜间(气孔开放): $\text{CO}_2 + \text{PEP} \xrightarrow{\text{PEPC}} \text{OAA} \xrightarrow{\text{NADP-MDH}} \text{Mal} \longrightarrow \text{液胞}$

白天(气孔关闭): 液胞中的Mal $\xrightarrow{\text{NAD/NADP-ME/PCK}}$ 细胞质 $\longrightarrow \text{CO}_2$
 $\longrightarrow \text{C}_3$ 途径 \longrightarrow 糖、淀粉

CAM(crassulacean acid metabolism): 景天科植物在夜晚有机酸含量高、糖类含量低，而白天有机酸含量下降、糖类增多，这种有机酸合成日变化类型，称为CAM。

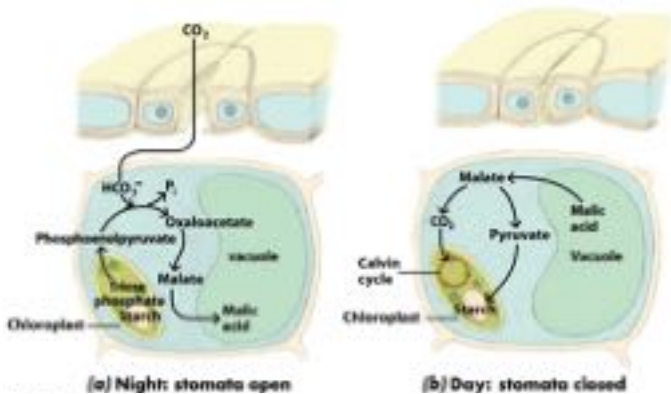
CAM途径的化学历程:



或PEPCK型

CAM与C₄途径有何区别?

CAM pathway



四、光合作用的碳同化



● CAM植物的类型

(1) 专性CAM植物

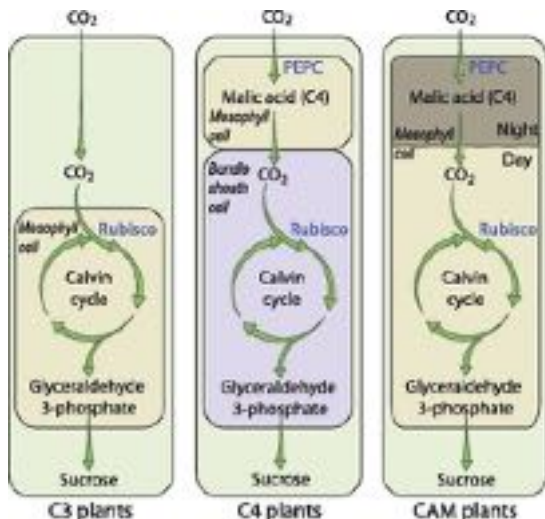
其一生中绝大部分时间的碳代谢是CAM途径。

(2) 兼性CAM植物

在正常条件下进行C₃途径，遇到干旱、盐渍和短日照时则进行CAM途径，以抵抗不良环境（ice plant）。

四、光合作用的碳同化

三种碳同化途径总结



四、光合作用的碳同化

4. 不同碳同化类型植物的光合特征比较

1. 结构特征

C₃植物	C₄植物	C₃-C₄中间型	CAM植物
BSC不发达	BSC发达	BSC较发达	BSC不发达
不含叶绿体	BSC含叶绿体	BSC含叶绿体	不含叶绿体，含较多线粒体
其周围叶肉细胞排列疏松，无Kranz structure	其周围叶肉细胞排列紧密，呈“ 花环型 ” 结构 (kranz structure)	BSC的壁较C ₄ 植物的薄	叶肉细胞的液泡大

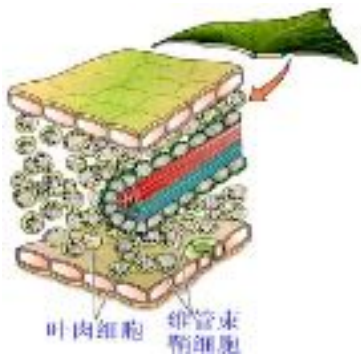
1. 结构特征



C₃--BSC



C₄--BSC



C₄--BSC的立体解剖图

2. 光合特征

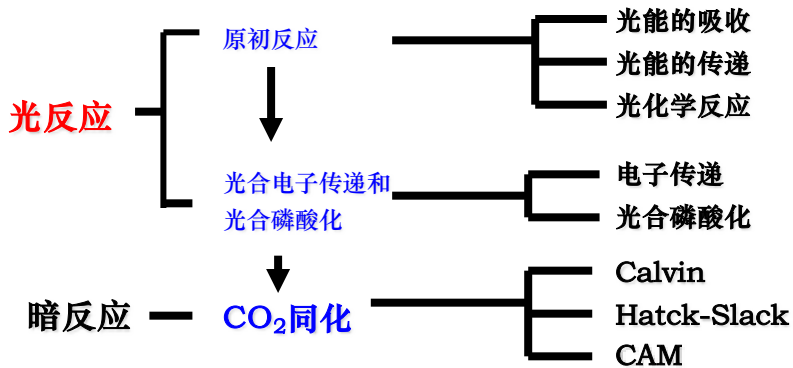
	C ₃ 植物	C ₄ 植物	C ₃ -C ₄ 中间植物	CAM植物
绿素a/b	2.8±0.4	3.9±0.6	2.8~3.9	2.5~3.0
CO ₂ 补偿点(μg·L ⁻¹)	>40	~5	5~40	光: 0~200, 暗:<5
CO ₂ 固定途径	C ₃ 途径	C ₄ 途径 和C ₃ 途径	有限C ₄ 途径 和C ₃ 途径	CAM途径 和C ₃ 途径
CO ₂ 固定酶	Rubisco	PEPC, Rubisco	PEPC, Rubisco	PEPC, Rubisco
CO ₂ 最初受体	RuBP	PEP	RuBP, PEP(少量)	RuBP(L) PEP(D)
最初光合产物	PGA	OAA	OAA, PGA	光: PGA 暗: OAA
PEPC活性(μmol·mg ⁻¹ chl·min ⁻¹)	0.30~0.35	16~18	<16	19.2

2. 光合特征

(续上表)

	C ₃ 植物	C ₄ 植物	C ₃ -C ₄ 中间植物	CAM植物
最大净光合速率 ($\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	10~25	25~50	中等	0.6~2.5
光呼吸	3.0~3.7	≈0	0.6~1.0	≈0
同化产物分配	慢	快	中等	不等
蒸腾系数*	450~950	250~350	中等	光: 150~600, 暗: 18~100

光合作用过程总结



五、光合作用的产物

1. **直接产物**：糖类、氨基酸、蛋白质、脂肪酸和有机酸等。

➤ **不同植物种类**：

淀粉为主：如棉花、烟草、大豆等；**葡萄糖和果糖**：如洋葱、大蒜等不形成淀粉；**蔗糖**：小麦、蚕豆等。

➤ **生育期**：

幼叶以糖类、蛋白质为主；**成熟叶片**：糖类。

➤ **环境条件**：

强光下以蔗糖和淀粉为主；**弱光**下含氮物质：谷氨酸、天冬氨酸和蛋白质等形成较多。

六、光合作用的产物

2. 淀粉与蔗糖的合成

叶绿体内：



FBP: D-果糖-1,6-二磷酸酯; ADPG: 腺苷5'-二磷酸葡萄糖
UDPG: 尿苷二磷酸葡萄糖; TP: 磷酸丙糖

我国科学家完成二氧化碳人工合成淀粉技术-新华社

新华社北京12月16日电 中国科学院天津工业生物技术研究所15日宣布，我国科学家首次实现二氧化碳到淀粉的全程人工合成，这一成果在国际上首次实现二氧化碳到淀粉的全程人工合成，为未来实现粮食增产、碳中和提供了新的思路。



中国科学院天津工业生物技术研究所，中国科学院天津工业生物技术研究所

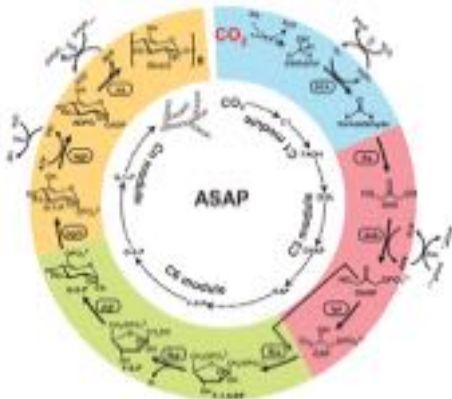
2022中国农业科学十大进展发布“人工合成淀粉”入选

2022 SCIENCE

Here's one way to save farmland: synthesize starch from CO₂

Researchers develop a method to make the second industrial ingredient 3.5 times faster than nature can — with potential consequences for food security and land savings

淀粉的人工合成

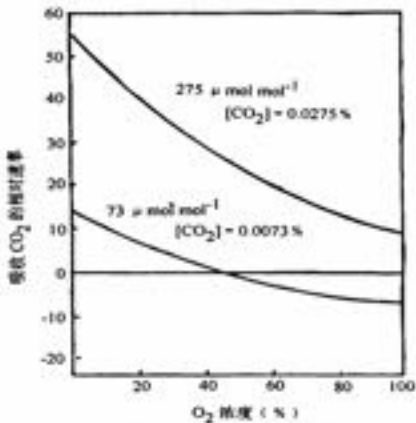


第四节 光呼吸(photorespiration)

- 一、光呼吸途径
- 二、光呼吸的生理功能

瓦伯格效应 (Warburg effect) :

1920年瓦伯格在用小球藻做实验时发现， O_2 对光合作用有抑制作用。这实际上是氧促进光呼吸的缘故。



O_2 浓度 (%)

Warburg 效应

O_2 对光合碳同化的抑制作用。

第四节 光呼吸

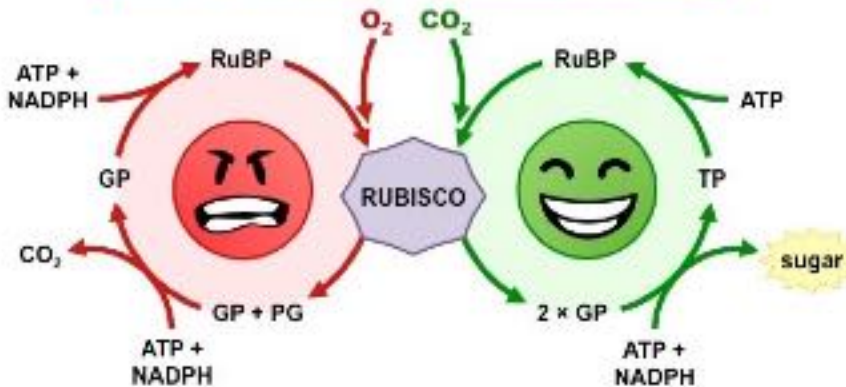
一、光呼吸途径

光呼吸是一个氧化过程，被氧化的底物是乙醇酸 (glycolate)。植物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, C_2 cycle)。



PHOTORESPIRATION

PHOTOSYNTHESIS

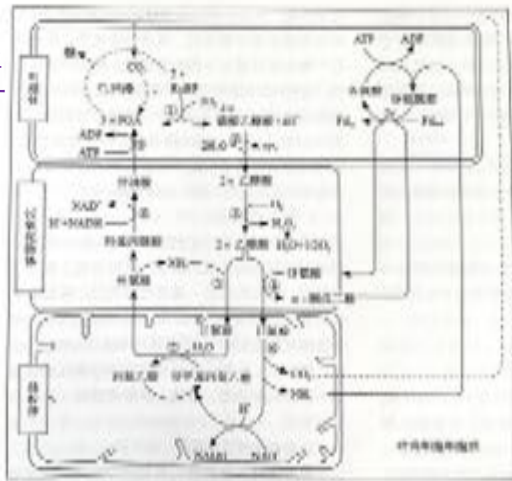


第四节 光呼吸

甘油酸 → PGA
→ C₃循环 → 再生RuBP → 下一次C₂循环。



Ser → 羟基
丙酮酸 → 甘油酸。



$\text{RuBP} + \text{O}_2 \rightarrow 3\text{-PGA}$
和磷酸乙醇酸 (C₂化合物), 后者转变为乙醇酸。



乙醇酸 → 乙醛酸
和 H_2O_2 ($\rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$)。
乙醛酸经转氨作用后生成Gly。



$2\text{Gly} \rightarrow$ 氧化脱羧、
羟甲基 (-
 CH_2OH) \rightarrow Ser,
放出 NH_3 和 CO_2 。

每释放1分子CO₂, 消耗6.8ATP和3NADPH。

第四节 光呼吸

●C₂循环过程的特点

- (1) 光呼吸的全过程由叶绿体、过氧化体和线粒体三种细胞器协同完成;
- (2) 光呼吸的底物是乙醇酸，故称C₂循环;
- (3) O₂的吸收发生在叶绿体和过氧化物体，CO₂的释放发生在线粒体;
- (4) C₂循环中，每氧化2分子乙醇酸放出1分子CO₂，碳素损失 >25%。

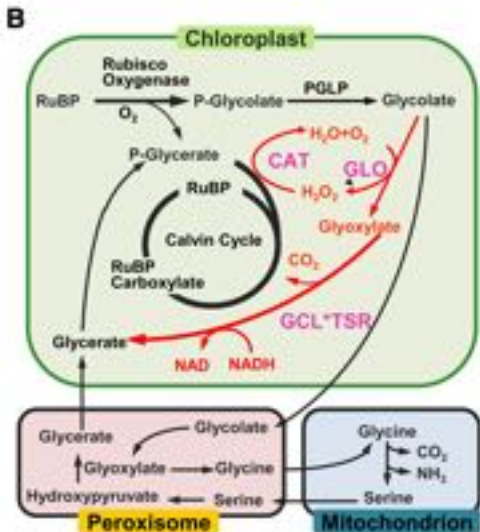
第四节 光呼吸

二、光呼吸的生理功能

- 消除乙醇酸的毒害;
- 维持C₃途径的运转:
- 防止强光对光合机构的破坏: 可消耗过剩的同化力, 减少O₂⁻的形成;
- 氮代谢的补充: Gly, Ser, Glu等;

不利: 减少光合产物的形成和累积(约25~30%)。消耗能量。

水稻叶绿体中设计光呼吸旁路，助力水稻增产



彭新湘教授

PHOTOSYNTHESIS

第五节 光合作用的生理生态

- 一、光合速率及测定
- 二、影响光合作用的因素
- 三、光合作用与作物产量

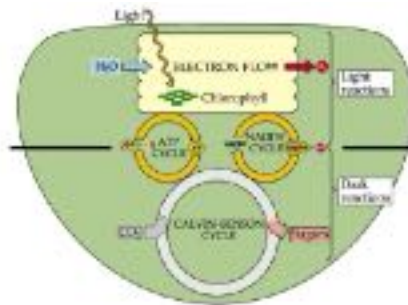
一、光合速率及测定

1、**光合速率(photosynthetic rate)**是指单位时间、单位叶面积吸收CO₂的量或放出O₂的量。单位： $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 或 $\mu\text{molO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

表观光合速率(apparent photosynthetic rate)或净光合速率(net photosynthetic rate) $P_n = P_{\text{Total}} - P_r$

2、**光合生产率(photosynthetic produce rate) / 净同化率(net assimilation rate, NAR)**，指植物在较长时间（一昼夜或一周）内，单位叶面积生产的干物质量。常用 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 表示。

Chlorophyll fluorescence



1) Light-dependent reactions **PHOTOCHEMISTRY.**

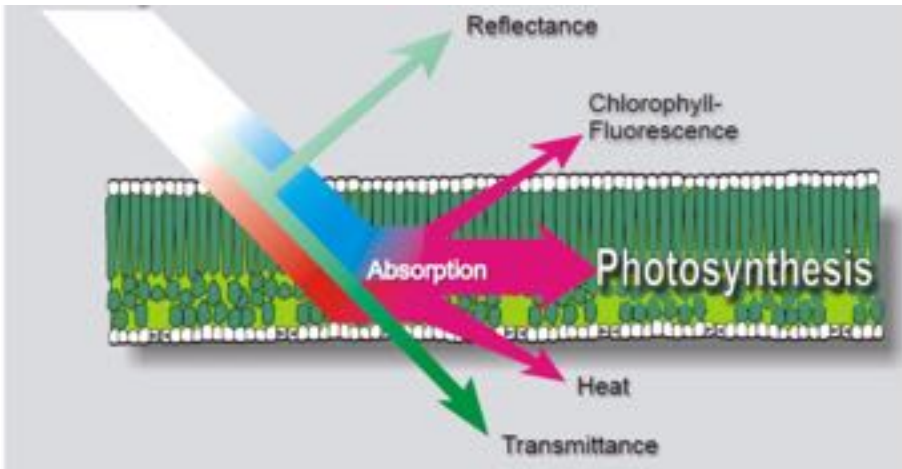
Light energy captured by chlorophyll is (PARTLY) used for ATP and NADPH synthesis from ADP and NADP⁺.

2) Light-independent reactions **BIOCHEMISTRY.**

ATP and NADPH are used to reduce and fix CO₂ generating sugars in the C-B-B cycle.

Gas exchange

光反应相关测定



叶绿素荧光

WALZ JUNIOR-PAM



WALZ

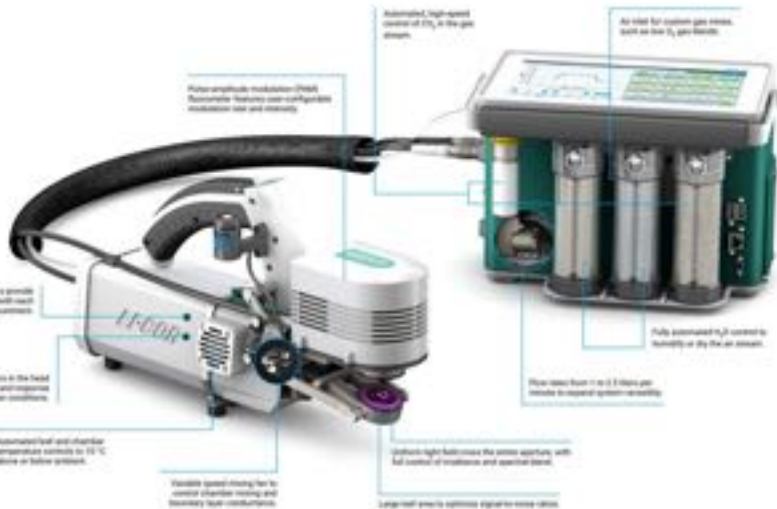
DUAL PAM 100
P700 and Chlorophyll Fluorescence Measurement



气体交换



Maximized control



二、影响叶片光合作用的因素

1、光照

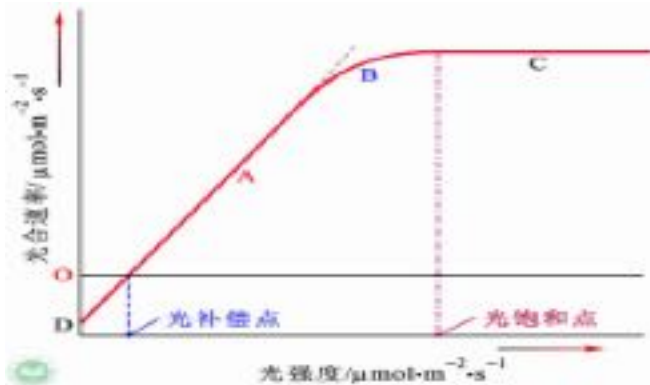
(1) 光强度

①光强—光合曲线(需光量曲线)

当叶片的光合速率与呼吸速率相等(净光合速率为零)时的光照强度,称为光补偿点(light compensation point)。

在一定条件下,使光合速率达到最大时的光照强度,称为光饱和点(light saturation point)。

二、影响光合作用的因素



二、影响光合作用的因素

- 光强度-光合速率曲线的不同阶段，影响光合速率的主要因素不同

强光下暗反应跟不上光反应从而限制了光合速率（饱和阶段）。弱光下，光强度是控制光合的主要因素，曲线的斜率即为表观量子效率。

一般补偿点高的植物，饱和点也高。如：

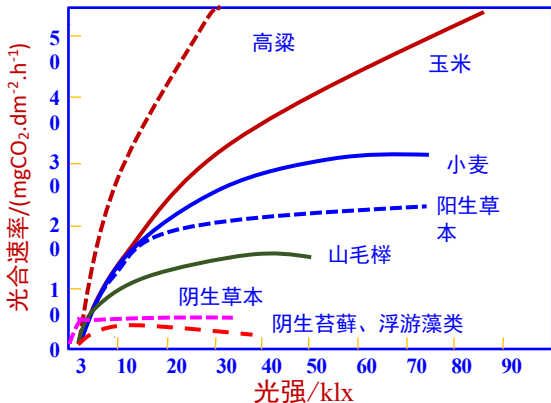
草本植物的光补偿点与光饱和点 > 木本植物；阳生植物的 > 阴生植物； C_4 植物的 > C_3 植物。

光补偿点低的植物较耐荫，适于和光补偿点高的植物间作。如豆类与玉米间作。

二、影响光合作用的因素

●在适宜温度和正常的CO₂和不同光强度下各种植物的光合速率的比较

(Larcher, 1980)



二、影响光合作用的因素

②光合作用的光抑制

光能过剩导致光合效率降低的现象称为光合作用的光抑制(photoinhibition of photosynthesis)。

光抑制主要发生在PSII。在特殊情况下，如低温弱光也会导致PSI发生光抑制。光能过剩时产生 O_2^- 和 1O_2 ，引起叶绿素和PSII反应中心的D1蛋白的降解，从而损伤光合机构。

二、影响光合作用的因素

- 植物对光抑制的保护机制

(1) 叶片运动

(2) 叶绿体运动

(3) 自由基清除系统，如：SOD、CAT、POD、谷胱甘肽、类胡萝卜素、Vc等；

(4) 代谢耗能（增强光呼吸和Mehler反应）

(5) 提高热耗散能力（如叶黄素循环耗能）

(6) PSII的可逆失活与修复

二、影响光合作用的因素

(2) 光质

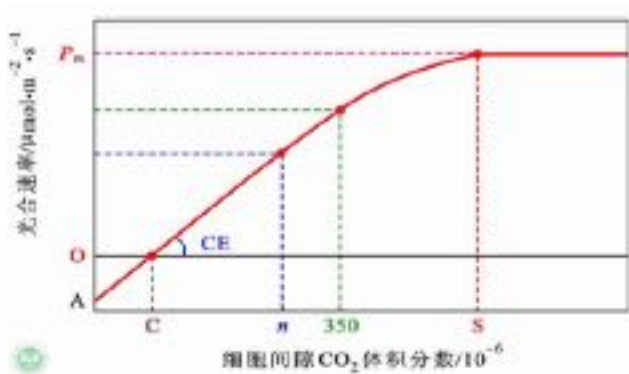
对光合作用有效的是可见光。**红光下，光合效率高；蓝紫光次之；绿光为低效光。**

红光有利于碳水化合物形成，蓝紫光有利于蛋白质形成。

二、影响光合作用的因素

2、 二氧化碳

(1) CO_2 -光合曲线



C: CO_2 补偿点

S: CO_2 饱和点

P_m : 光合能力

CE: 羧化效率

二、影响光合作用的因素

CO₂ compensation point: 当光合速率与呼吸速率相等时，外界环境中的CO₂浓度即为CO₂补偿点

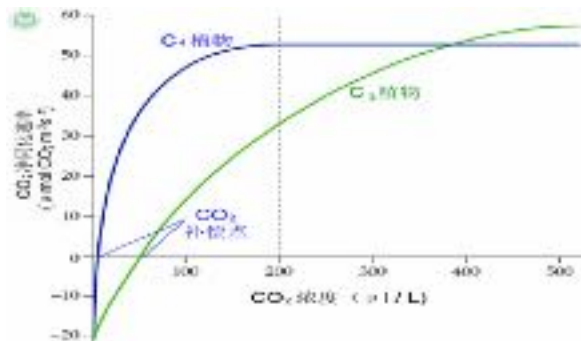
CO₂ saturation point: 当光合速率开始达到最大值(P_m)时的CO₂浓度被称为CO₂饱和点。

CO₂ carboxylase efficiency (CE): 在低CO₂浓度条件下，CO₂浓度是光合作用的限制因子，直线的斜率(CE)受羧化酶活性和量的限制。因而，CE被称为羧化效率。

P_m: 在饱和阶段，光合速率取决于RuBP的再生速率（受同化力供应的影响），所以饱和阶段的光合速率反映了光反应活性，因而P_m被称为光合能力。

二、影响光合作用的因素

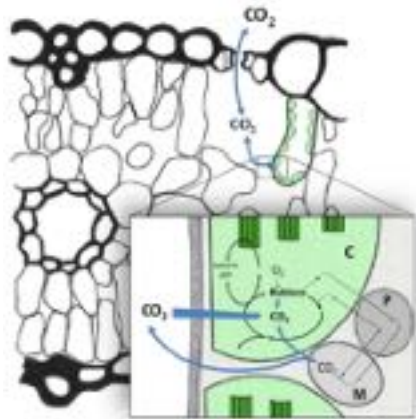
- C_3 植物和 C_4 植物的 CO_2 -光合速率曲线比较



二、影响光合作用的因素

(2) CO_2 供应

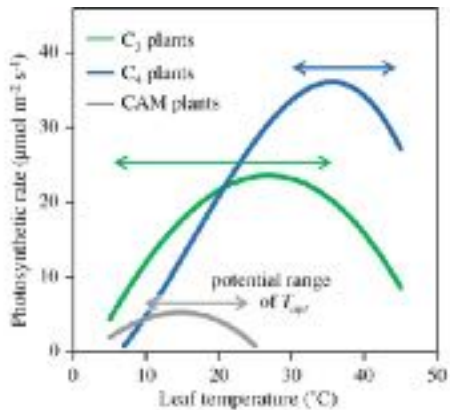
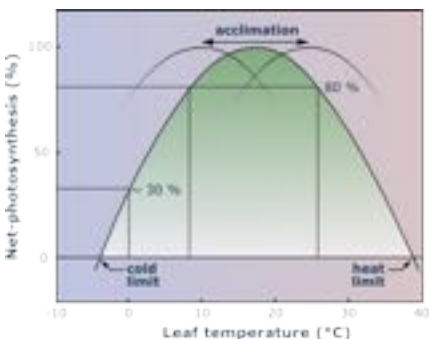
大气中的 CO_2 →气孔→叶肉
细胞间隙→叶肉细胞原生
质→叶绿体基质



- CO_2 供应取决于浓度差和扩散阻力
- 光合速率与大气至叶绿体间的 CO_2 浓度差成正比，而与大气至叶绿体间的总阻力成反比。

二、影响光合作用的因素

3、温度



二、影响光合作用的因素

3、温度

不同植物光合作用温度三基点比较

植物种类	最低温度	最适温度	最高温度
C ₄ 植物	5~7	35~45	50~60
C ₃ 植物	-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40
CAM植物(夜)	-2~0	5~15	25~30
常绿阔叶乔木	0~5	25~30	45~50
落叶乔木	-3~1	15~25	40~45
常绿针叶乔木	-5~3	10~25	35~42

二、影响光合作用的因素

4、水分

用于光合作用水只占蒸腾失水的1%，
缺水影响光合作用主要是间接原因。

- (1) 气孔关闭
- (2) 光合产物输出减慢
- (3) 光合机构受损
- (4) 光合面积减少



二、影响光合作用的因素

5、矿质营养

N、P、S、Mg是叶绿体结构中组成叶绿素、蛋白质和片层膜的成分；

Cu、Fe是电子传递体的重要成分；

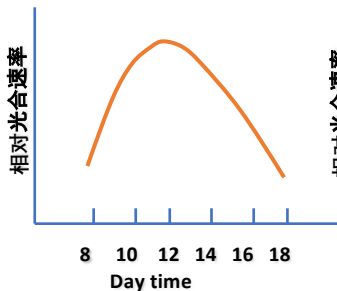
Pi是ATP、NADPH以及光合碳还原循环中许多中间产物的成分；

Mn、Cl是光合放氧的必需因子；

K、Ca对气孔开闭和同化物运输具有调节作用。

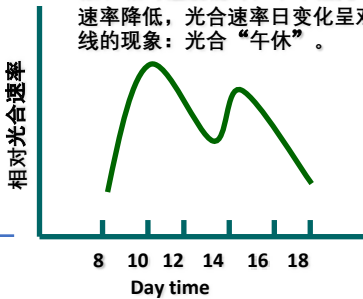
二、影响光合作用的因素

6、光合作用的日变化



温暖、晴朗、水分充足

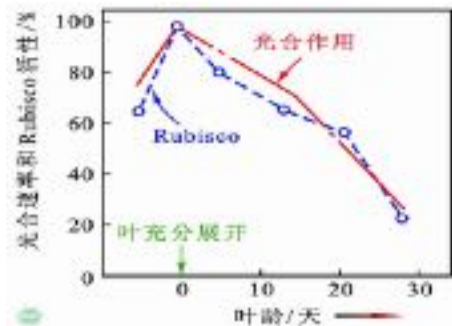
光合“午休”：在气温过高、光照强烈、相对湿度低时，中午强光下光合速率降低，光合速率日变化呈双峰曲线的现象：光合“午休”。



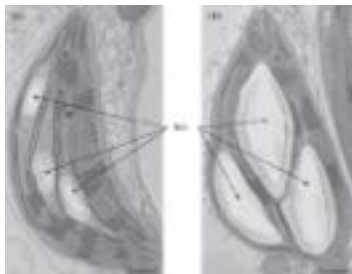
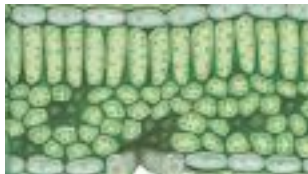
高温、高光强

二、影响光合作用的因素

7、内部因素对光合作用的影响



- 叶龄
- 叶片结构 (种间差异)
- 同化物输出速率与积累的影响



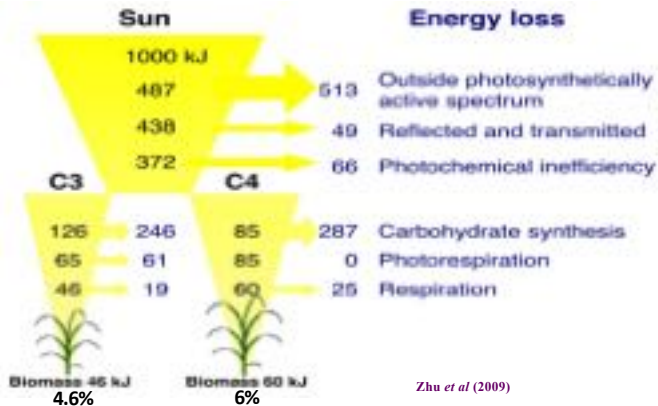
三、光合作用与作物产量

1. 光能利用率

单位土地面积上植物光合作用积累的有机物所含的化学能，占同一期间入射光能量的百分率称为**光能利用率**。

作物光能利用率低($< 5\%$)，即使是高产田也只有**1%-2%** (潜力： $C_3:4.6\%$; $C_4:6\%$)

三、光合作用与作物产量



三、光合作用与作物产量

- 作物光能利用率不高的主要原因

(1) 漏光损失，>50%

(2) 光饱和浪费。夏季太阳有效辐射可达1800~2000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，多数植物的光饱和点为540~900 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

(3) 环境条件不适及栽培管理不当。

(4) 呼吸的消耗等。

三、光合作用与作物产量

2. 光能利用效率 (Radiation use efficiency, RUE)

植物某一生长阶段内累积干物质量与该时段植物冠层吸收的光合有效辐射量的比值，单位为 $\text{g}\cdot\text{M J}^{-1}$ 。

C3植物RUE范围为 $0.85\sim 3.0 \text{ g}\cdot\text{M J}^{-1}$ ，C4植物的可达 $4.8 \text{ g}\cdot\text{M J}^{-1}$ 。

三、光合作用与作物产量

- 影响RUE的因素

(1) 辐射：PAR (Photosynthetic active radiation)相同时，阴天的RUE高。

(2) 温度：

(3) 蒸气压差：RUE随VPD (Vapor pressure deficit)增大而降低，也有报道不明显。

(4) 氮素：合理的氮肥运筹提高RUE。

三、光合作用与作物产量

3. 提高作物产量的途径

生物产量=光合产量 - 呼吸消耗

光合产量=光合能力×光合时间×光合面积

经济产量=生物产量×经济系数

=(光合能力×光合时间×光合面积-消耗) ×经济系数

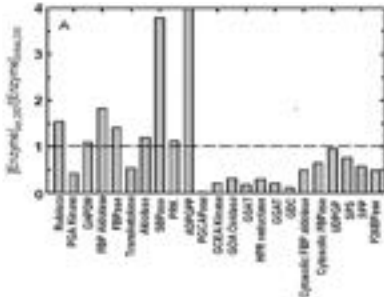
三、光合作用与作物产量

(1) 提高光合能力

● 良种良法：

选育叶片挺厚，株型紧凑，光合效率高的品种；

合理调控光、温、水、肥、气等。



(Zhu, 2007)

三、光合作用与作物产量

(2) 增加光合面积

合理密植、改变株型（叶片厚短而挺、分蘖密集、株型紧凑）。

叶面积系数(leaf area index, LAI)，即作物叶面积与土地面积的比值。

LAI过高，可能导致叶消耗较多的有机物。 因为：

- 叶片相互遮荫和早衰。
- 呼吸消耗增加。
- 遮荫时虽LHC量可增加，但Rubisco含量和RuBP再生能力下降。

三、光合作用与作物产量

(3) 延长光合作用时间

提高复种指数、延长生育期（如防止功能叶的早衰）及补充人工光照等。

□ 增加复种指数

- **复种指数 (multiple crop index)**：全年内农作物的收获面积对耕地面积之比。

轮种、间种、套种：以充分利用土地来提高光能利用率。

□ 延长生育期：

在不影响耕作制度的前提下适当延长作物生育期也能提高光能利用率和增加产量。

三、光合作用与作物产量

(4) 减少有机物质消耗

- 利用光呼吸抑制剂降低光呼吸: 如 α -羟基磺酸盐类化合物 (抑制乙醇酸氧化酶活性)、 NaHSO_3 溶液、2, 3-环氧丙酸等;
- 增加 CO_2 浓度;
- 防除病虫草害。

(5) 提高经济系数/收获指数

选育获指数较高的品种; 协调“源、流、库”关系。

Opinion

Increasing Photosynthesis: Unlikely Solution
For World Food ProblemThomas R. Sinclair,^{1,*} Thomas W. Ruffy,¹ and Ramsey S. Lewis²

Increasing the photosynthesis rate of plants has been recently revitalized as an approach for increasing grain crop yields and solving world food crises. The idea that photosynthesis is the key to increasing grain crop yields is not new. Considerable research in the 1970s and 1980s showed that carbon input was not limiting for crop growth and yield. Instead, the availability and uptake of water and nutrients were found to be critical for increasing grain yield, and that conclusion still applies today. In this Opinion article, nitrogen limitation is given particular attention because of its quantitative linkage with vegetative and reproductive growth and its essential role as a quantitative component of seeds.

Photosynthesis Rate and Grain Yield

Recent publications [1–3] and a steady stream of articles in the popular press [4–12] suggest that new discoveries in photosynthesis research will lead to increased crop yields and provide the solution to global food shortages. The logic for this conclusion has been enunciated for decades and abbreviated as a “triumvir”:

Thomas Sinclair

**Author Profiles**

Key Phytology & Ecology
ARLW 14031
tsinclair@cornell.edu
02/11/2022

Carbon accumulation or the
choice of additional nitrogen
does not increase yield

Yield increase requires greater N-
transf. from vegetative stage into...

本章结束