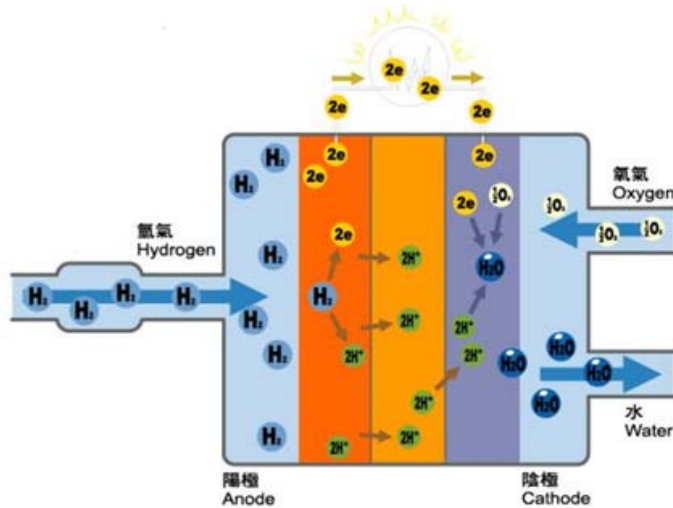


第一段 來自光合作用的感動--H₂O 的裂解及固定 CO₂ 的酵素

在學習光合作用光反應及碳反應的過程中，老師們常會感覺光合作用不過是一個平凡且常見的植物生理反應而已，其實這個反應在化學家眼中卻是如此地不可思議。

光反應中 H₂O 分子的裂解及碳反應中 CO₂ 的固定都是化學家一直想克服的重大議題，水如果能輕易地裂解為氫氣及氧氣，就可以成為不虞匱乏的綠色能源（見圖一），而石化燃料造成的溫室效應也得以迎刃而解。

如果可以在實驗室中將 CO₂ 固定為醣類等有機物，全球十億人處於飢餓的窘境也得以輕易地解決。其實固定 CO₂ 的酵素，在地球生物互古的演化歷史中是一項“偶然”的奇蹟，固定 CO₂ 的酵素 RuBP carboxylase，其運作效率奇差無比，一秒鐘的週轉率只有區區的三回，但也沒有再演化出更佳的其他酵素，植物為了增加光合作用的效率，只得增加此種酵素的含量，因此它是地球上存量最多的蛋白質。綠色植物就利用這偶然的奇蹟養活地球上無數的異營生物。（慧鳳）



圖一 燃料電池

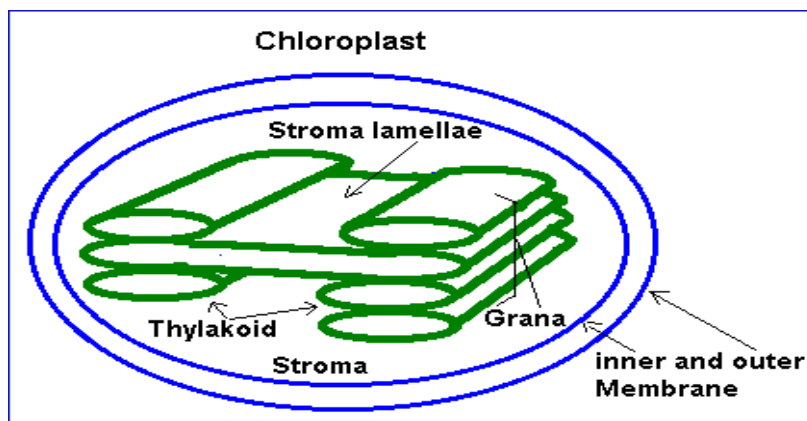
第二段 以葉綠素 a 為反應中心的光系統—吸收光能轉化為化學能

葉綠體是植物利用光能的重要場所。葉綠體具有雙層外膜結構，其內的空腔尚有扁平的單層囊袋結構稱為葉綠囊(類囊體)。葉綠囊之外稱為基質，葉綠囊膜上鑲有許多以葉綠素 a 為反應中心的「光系統」做為吸收太陽能的天線。光系統分為光系統 I 及光系統 II。光系統 II 的反應中心為 P680，光系統 I 的反應中心為 P700。P680 及 P700 都是以葉綠素 a 為主角，但因與之結合的蛋白質不同，造成最佳吸光波長不同，光系統 I 及光系統 II 分別為 680nm 及 700nm，故名。

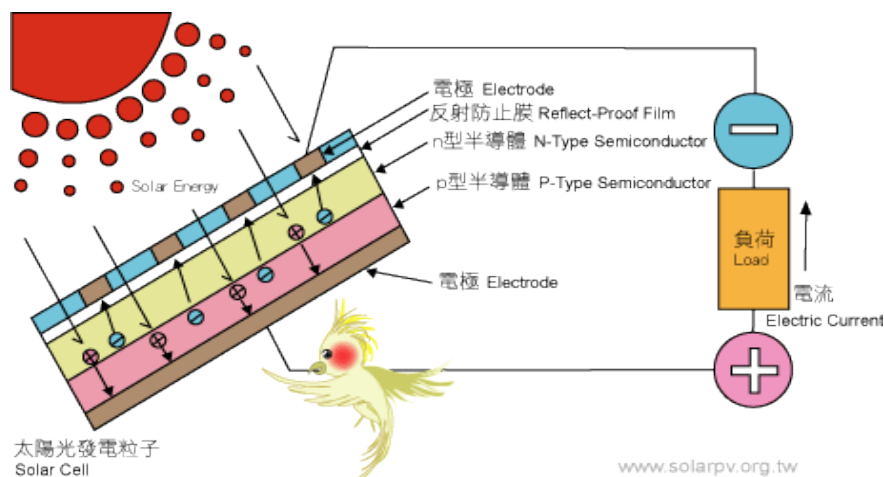
當光線照在綠色植物的葉子上，光系統之中約三百個葉綠素 a 及四十個輔助色素吸收光能後，將能量由週邊向中央匯集到光系統反應中心的一對葉綠素 a 分子

(P₇₀₀ 和 P₆₈₀)，讓葉綠素 a 分子的電子能階提升，釋出高能電子，高能電子接著傳給膜上位置相鄰的電子載體，使之產生還原反應。

反應中心的葉綠素 a 釋出電子後，本身帶正電，可藉由水的裂解產生的電子來補充。這樣葉綠素 a 就可以再重複使用不斷釋出高能電子，在水的裂解過程中同時可以產生 H⁺ 及 O₂，H⁺ 可以增加葉綠體囊腔的酸性。(慧鳳)



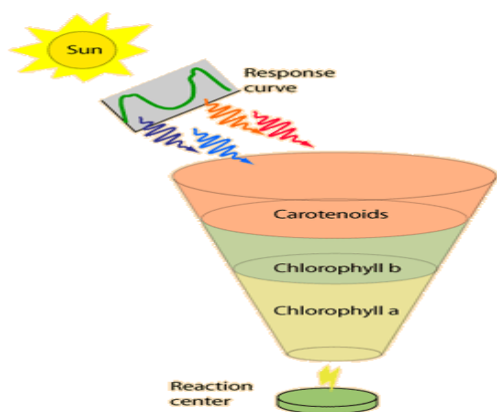
葉綠體結構簡圖



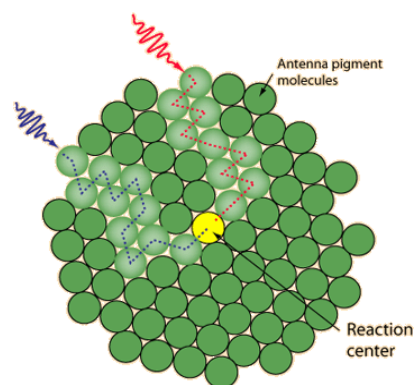
太陽光發電粒子
Solar Cell

www.solarpv.org.tw

太陽能板吸收光能轉換為電能

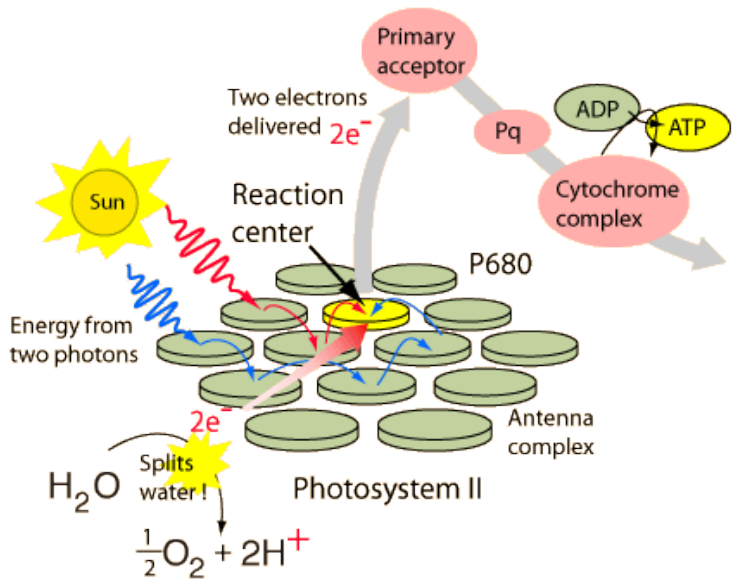


輔助色素及葉綠素

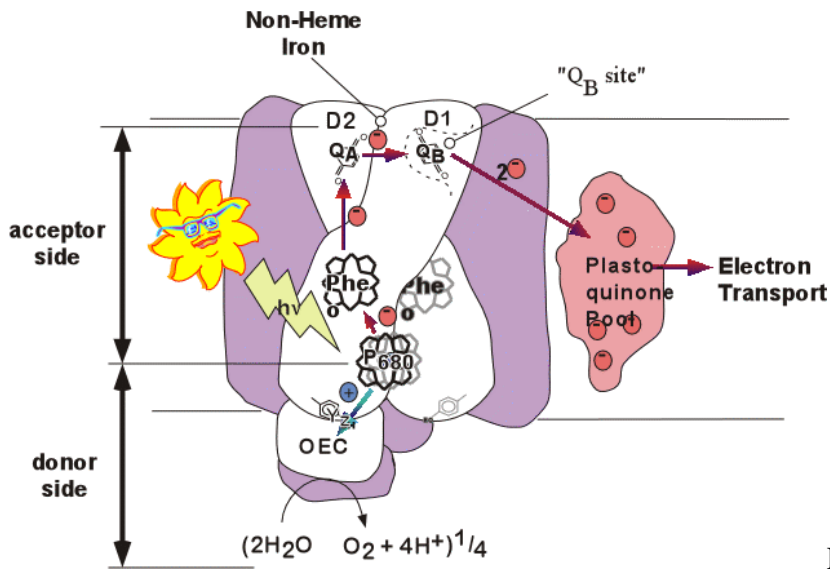


天線色素及反應中心

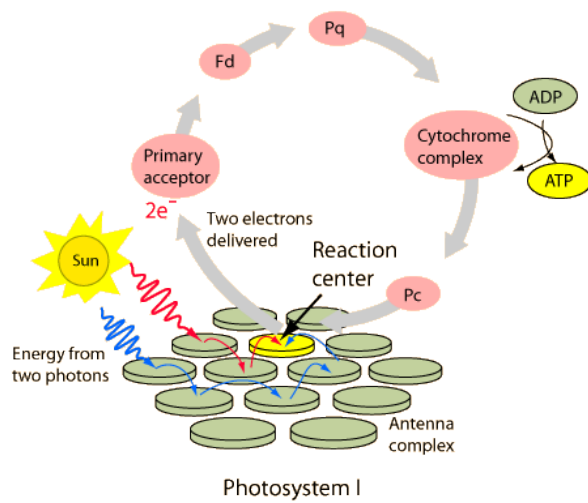
圖二 葉綠體吸收光能



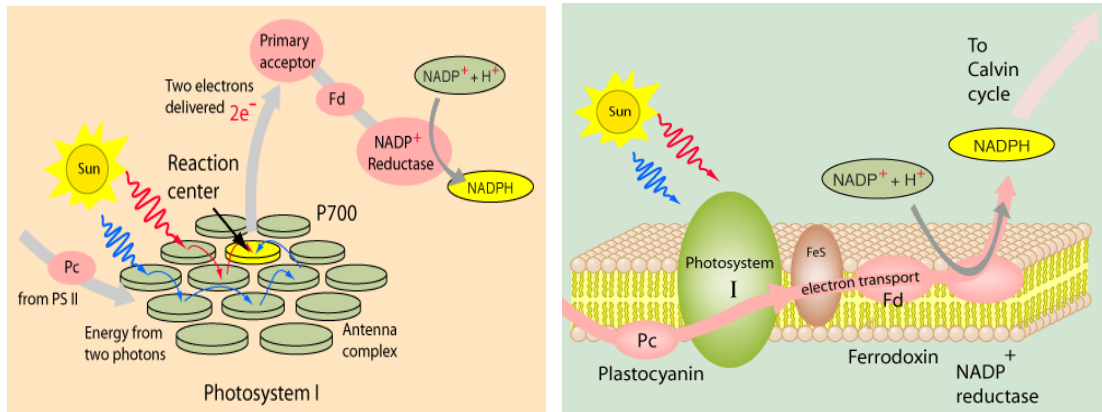
PSII



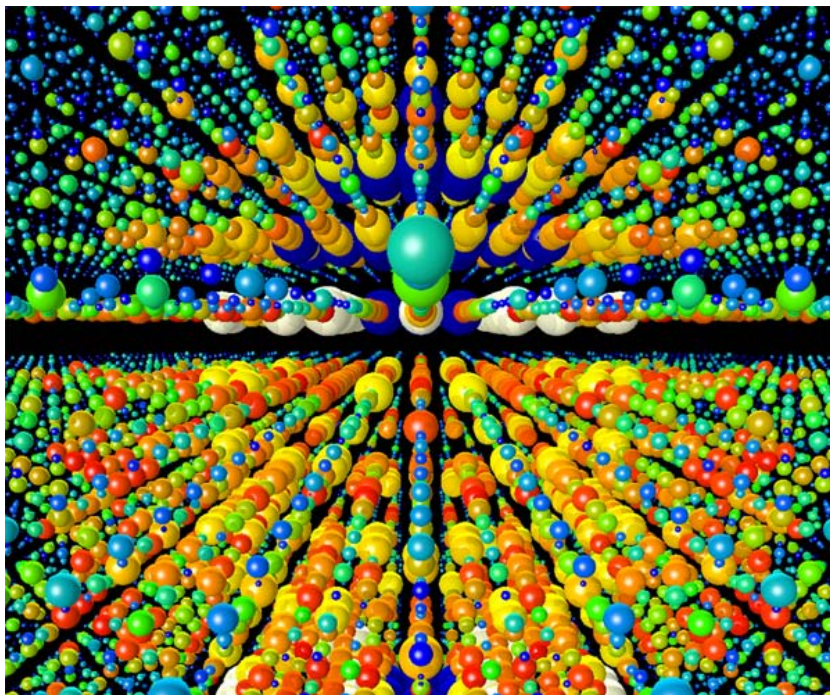
PSII 反應中心



PSI:循環式電子傳遞



PSI:非循環式電子傳遞



PS I 反應中心結晶圖

(Meet photosystem I, a plant protein that converts sunlight into energy during photosynthesis, in all its crystalline glory.)

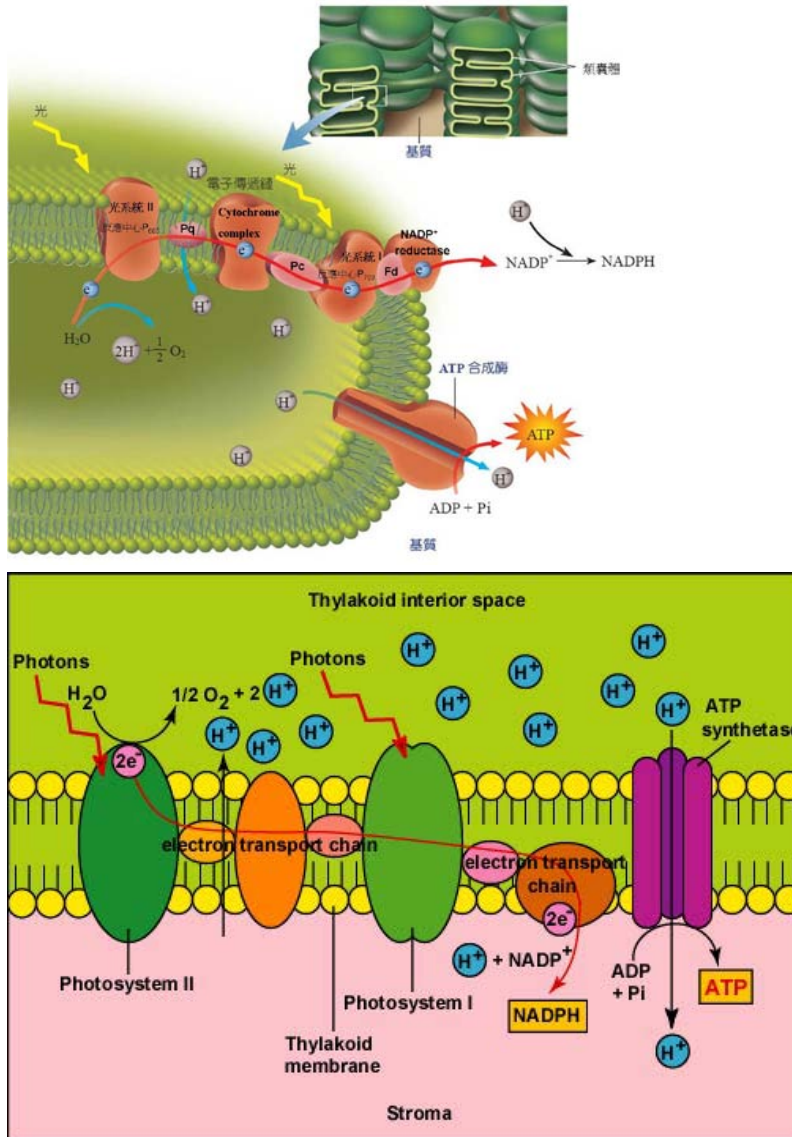
圖三 光系統及其反應中心

第三段 電子傳遞鏈---高能電子在電子傳遞的過程中釋出能量，將氫離子從基質運送至葉綠囊腔內

在的葉綠囊(類囊體)的膜上有依序排列的電子載體構成的電子傳遞鏈，每種電子載體的電子親和力不同，靠近反應中心的電子載體與電子的親和力較小，遠離反應中心的電子載體與電子的親和力較大。由反應中心激發出的高能電子，於是順著電子載體的排列順序，依序傳遞，過程中可有效率的將能量逐步釋出，釋出的

能量可將葉體體基質中的質子(H^+)主動運輸至囊狀膜內，建立囊狀膜內外的質子濃度梯度。

註：教學時不應講電子載體有“能階”差異 而是電位差，電子從高電位載體轉移到低電位載體，這是一個氧化還原反應。反應前後會依電位差的大小而釋放能量 在化學上，能階是用來描述原子每個軌域的能量差距。(慕璇)



圖四 光反應的電子傳遞鏈

第四段 ATPase---將氫離子濃度差轉變為 ATP

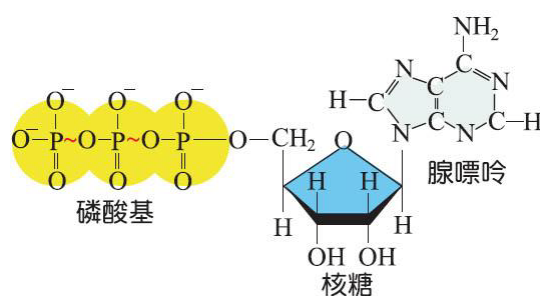
因為水裂解和電子傳遞鏈，造成葉綠囊內有高濃度的 H^+ ，並和囊外產生相當大的濃度差，這種濃度差就是一種有用的潛能，就如同利用水庫儲水進行水力發電一樣，水庫中高水位的水具有相當大的位能。一旦閘門打開，水就可由高處向低處衝下，並轉動渦輪而產生電力。葉綠囊內外的氫離子濃度差也可利用相似原理，將氫離子由高濃度的囊內，向囊外滲透，並轉動葉綠囊膜上的 ATP 合成酶，

此種濃度差的潛能，可透過 ATP 合成酶使 ADP 和無機磷酸 Pi 合成 ATP，以提供碳反應所需的化學能。這種利用光能，經過一連串反應，最後使 ADP 磷酸化，產生 ATP 的方式，稱為光磷酸化。(庭嘉)

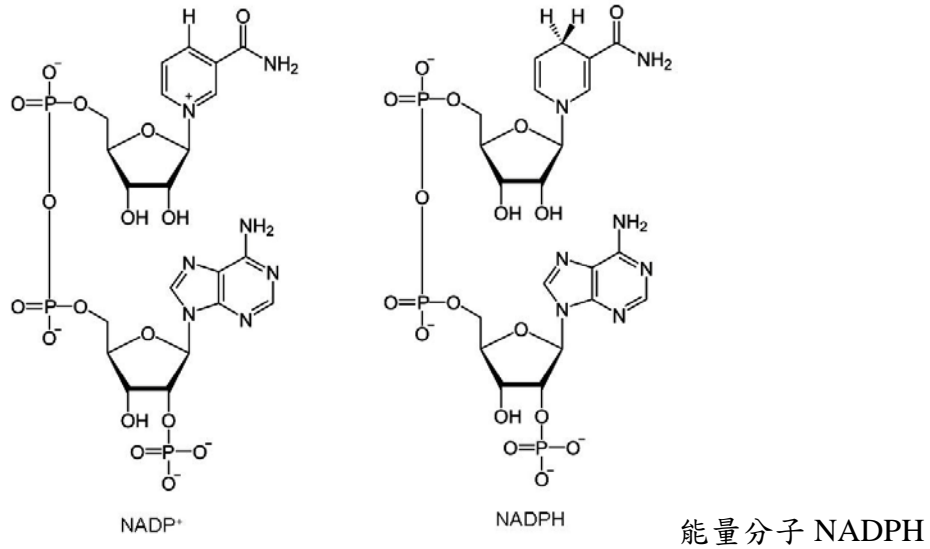
第五段 能量分子—ATP 及 NADPH

ATP 的磷酸與磷酸之間以共價鍵結合，一個 ATP 分子內具有 4 個距離很近的負電區域，需消耗很多的能量才能將 ADP 加上磷酸，意即能量儲存在 ATP 分子的化學鍵之內（見圖五）。當 ATP 水解後，就變成穩定的 ADP 和磷酸，並釋放 7.3 千卡的能量。在光合作用光反應中，光能最後轉換儲存在 ATP 分子身上。當進行碳反應等需能的合成反應時，ATP 就會水解為 ADP 及 Pi 釋能來推動之。

在葉綠體內，光反應中電子傳遞鏈的最後一個步驟， NADP^+ 會得到質子及電子還原成 NADPH，在緊接的碳反應中擔任還原劑的角色，可以同時提供 H^+ 及 e^- （見圖六）。其實 NADP^+ 還原為 NADPH 的淨反應式應為： $\text{NADP}^+ + 2\text{e}^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{NADPH}$ ，然而電子在生物體內並不會獨自移動，為了解釋另一個電子的由來，故通常反應式會寫為： $\text{NADP}^+ + 2\text{e}^- + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{NADPH} + \text{H}^+$ 。(慧鳳)



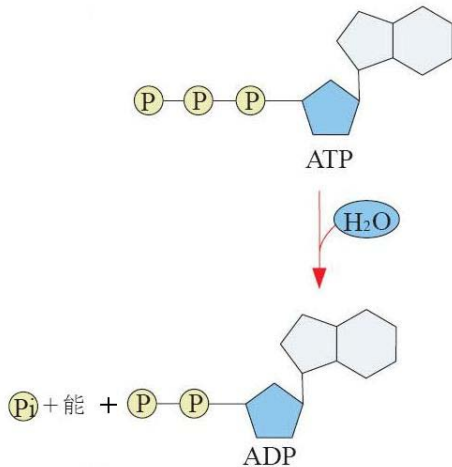
能量分子 ATP



圖五 能量分子

第六段 教學疑難解惑

當老師講解到 ATP 的高能磷酸鍵斷裂會釋放出能量，學生常反問生物老師，在化學課講述的概念是打斷化學鍵需要吸收能量，生物課程中卻是打斷化學鍵會釋放出能量呢？單就化學觀點來看，一個 ATP 分子的磷酸鍵在氣態下斷裂，產生的是 ADP 及磷酸根的自由基(各帶一個電子)，化性極不穩定，確實是一個需要吸收能量(加熱)的反應。但在生物系統中這是個在水中進行的水解反應。其產物的會迅速與水分子進行水合反應，釋放出的能量遠大於打斷磷酸鍵所需要的能量。所以生物教學上說 ATP 水解的過程為釋放能量的反應，在教學上需強調 ATP 水解的能量釋放為整體反應的最終結算的淨能量，中間過程其實經歷過很多的反應，並非化學上高能磷酸鍵打斷的單一反應（見圖六）。



圖六 ATP 的斷鍵釋能反應在水相中進行

參考資料:

1. 生物尋疑團隊--研習後匯整之教學疑難問題及解惑
2. 康熙文化出版教學補充資料第一回—物質與能量的轉換
3. 台灣燃料電池資訊網
4. 維基百科—太陽能電池
5. 自然科學博物館--學習資源網頁
6. <http://hyperphysics.phy-astr.gsu.edu/hbase/biology>
7. [http:// hpc.unm.edu](http://hpc.unm.edu)

圖片來源:

圖一 台灣燃料電池資訊網

圖二 <http://prism.gatech.edu> 太陽光電資訊網

<http://hyperphysics.phy-astr.gsu.edu/hbase/biology> (X2)

圖三 <http://hpc.unm.edu> <http://hyperphysics.phy-astr.gsu.edu> (X4)

<http://newscientist.com>

圖四 康熹文化 <http://student.ccbcmd.edu>

圖六 康熹文化

圖七 改繪自 <http://www.bio.davidson.edu/courses/Bio111/NADPH.html>

圖八 康熹文化

備註資料:

1.<Antenna Complexes for Photosynthesis >

The capture of light energy for [photosynthesis](#) is enhanced by networks of [pigments](#) in the [chloroplasts](#) arranged in aggregates on the thylakoids. These aggregates are called antennae complexes. Evidence for this kind of picture came from research by Robert Emerson and William Arnold in 1932 when they measured the oxygen released in response to extremely bright flashes of light. They found that some 2500 molecules of [chlorophyll](#) was required to produce [one molecule of oxygen](#), and that a minimum of [eight photons](#) of light must be absorbed in the process.

The model that emerges is that of some 300 chlorophyll molecules and 40 or so [beta carotenes](#) and other [accessory pigments](#) acting as a light harvesting antenna surrounding one chlorophyll a molecule that is a part of an action center. A photon is absorbed by one of the pigment molecules and transfers that energy by successive [fluorescence](#) events to neighboring molecules until it reaches the action center where the energy is used to transfer an energetic electron to an electron acceptor.(hyperphysics.phy-astr.gsu.edu/hbase/biology)

2.<Photosystem II>

Photosynthesis is a major biological energy source for life on the earth. The process of photosynthesis requires a variety of energy transducing protein complexes that transport electrons and pump of protons, leading to the formation of ATP (adenosine triphosphate) and NADPH (reduced nicotinamide adenine dinucleotide phosphate). Photosystem II (PS II) is one of these protein complexes and it has been the focus of many studies. The complex traps light and uses it to reduce the Q_B plastoquinone and to synthesize molecular oxygen from water. At the core of PS II is a pair of chlorophyll a molecules ("the special pair") known as P680. Upon absorption of a photon, P680 is excited to $P680^*$, which is rapidly transferred to a nearby pheophytin within a few picoseconds. Within 200-400 ps, the plastoquinone, Q_A accepts the electron from the pheophytin and transfers it to the Q_B plastoquinone in 200 ms. After two reductions by Q_A , the Q_B plastoquinone is converted into a plastoquinol, which is replaced by another "new" plastoquinone. Prior to the second reduction by Q_A , the positive charge or "hole" on $P680^+$ must be transferred to the manganese cluster via a redox-active tyrosine, known as Y_Z , and used to oxidize water to oxygen (O_2). The oxidation of water involves 5 different oxidation states of the Manganese cluster (Mn cluster), known as S-states, and requires the absorption of four photons and the reduction of 2 Q_B plastoquinones. ([http:// hpc.unm.edu](http://hpc.unm.edu))

3.<Photosystem I>

Photosystem I is the light energy complex for the [cyclic electron transport process](#) used in some photosynthetic prokaryotes.

The protein complex that constitutes Photosystem I contains eleven [polypeptides](#), six of which are coded in the nucleus and five are coded in the [chloroplast](#). The core of Photosystem I contains about 40 molecules of chlorophyll a, several molecules of beta carotene, lipids, four manganese, one iron, several calcium, several chlorine, two molecules of plastoquinone, and two molecules of pheophytin, a colorless form of chlorophyll a. (Moore, et al.) (<http://hyperphysics.phy-astr.gsu.edu/hbase/biology>)