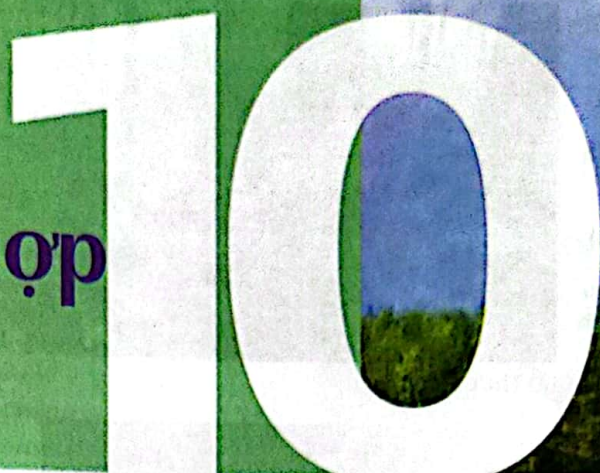


Quang hợp



▲ Hình 10.1 Ánh sáng mặt trời, thấy ở đây như một quang phổ màu trong dải cầu vồng, có thể cung cấp năng lượng cho việc tổng hợp các chất hữu cơ như thế nào?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 10.1 Quang hợp biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học của thức ăn
- 10.2 Phản ứng sáng biến đổi năng lượng mặt trời thành năng lượng hoá học của ATP và NADPH
- 10.3 Chu trình Calvin dùng ATP và NADPH để biến đổi CO_2 thành đường
- 10.4 Các cơ chế khác của quá trình cố định carbon đã tiến hoá trong khí hậu nóng, khô

TỔNG QUAN

Quá trình nuôi sống sinh quyển

Sự sống trên Trái Đất dựa vào năng lượng mặt trời. Lực hấp thụ của cây hấp thụ năng lượng ánh sáng truyền qua 150 triệu km từ mặt trời và biến nó thành hoá năng dự trữ trong đường và các phân tử hữu cơ khác. Quá trình biến đổi này được gọi là **quang hợp**. Chúng ta hãy bắt đầu bằng việc đặt quang hợp trong phạm vi sinh thái học.

Trực tiếp hay gián tiếp, quang hợp gần như nuôi dưỡng toàn bộ thế giới sống. Sinh vật thu nhận hợp chất hữu cơ để dùng năng lượng và khung carbon theo một trong hai phương thức chủ yếu: dinh dưỡng tự dưỡng hoặc dinh dưỡng dị dưỡng. Sinh vật tự dưỡng là "sinh vật tự nuôi mình". Chúng tự duy trì sự sống mà không ăn bất kỳ vật gì từ sinh vật sống khác. **Sinh vật tự dưỡng** tạo phân tử hữu cơ từ CO_2 và các nguyên liệu thô vô cơ khác từ môi trường. Chúng là nguồn hợp chất hữu cơ chủ yếu cho tất cả các sinh vật không tự dưỡng và vì lý do đó, các nhà sinh học coi sinh vật tự dưỡng như là **sinh vật sản xuất** của sinh quyển.

Hầu như tất cả thực vật là sinh vật tự dưỡng; chất dinh dưỡng duy nhất chúng thu nhận là nước và các chất khoáng từ đất và carbon dioxide từ không khí. Đặc biệt thực vật là sinh vật quang tự dưỡng, sinh vật dùng ánh

sáng như một nguồn năng lượng để tổng hợp các chất hữu cơ (**Hình 10.1**). Quang hợp cũng xảy ra trong tảo, các sinh vật nguyên sinh khác và trong một số sinh vật nhân sơ (**Hình 10.2** trên trang tiếp theo). Trong chương này chúng ta cũng sẽ đề cập đến các nhóm sinh vật khác, nhưng sẽ chú trọng về thực vật. Các biến dạng về dinh dưỡng tự dưỡng xảy ra trong sinh vật nhân sơ và tảo sẽ được đề cập chi tiết trong các Chương 27 và 28.

Sinh vật dị dưỡng thu nhận nguyên liệu hữu cơ theo phương thức dinh dưỡng chủ yếu thứ hai. Không có khả năng tạo thức ăn riêng cho mình, chúng sống bằng các hợp chất do sinh vật khác tạo ra. Sinh vật dị dưỡng là **sinh vật tiêu thụ** của sinh quyển. Dạng dễ thấy nhất của kiểu dinh dưỡng này xảy ra khi động vật ăn thực vật hoặc các động vật khác. Nhưng dinh dưỡng dị dưỡng có thể tinh vi hơn. Một số sinh vật dị dưỡng tiêu thụ cận bã của các động vật chết nhờ phân giải và dinh dưỡng trên lớp phủ hữu cơ như xác động vật, phân và lá rụng. Chúng được gọi là sinh vật phân giải. Phần lớn nấm và nhiều loại sinh vật nhân sơ có phương thức dinh dưỡng này. Hầu như tất cả các sinh vật dị dưỡng kể cả con người đều phụ thuộc hoàn toàn hoặc trực tiếp hoặc gián tiếp vào các sinh vật quang tự dưỡng về thức ăn và cả oxygen nữa – một sản phẩm phụ của quang hợp.

Trong chương này, chúng ta sẽ nghiên cứu quang hợp hoạt động như thế nào. Sau khi thảo luận về các nguyên lý chung của quang hợp, chúng ta sẽ xem xét hai giai đoạn của quang hợp: các phản ứng sáng trong đó năng lượng mặt trời được hấp thụ và được chuyển đổi thành năng lượng hoá học và chu trình Calvin trong đó năng lượng hoá học được sử dụng để tạo ra các phân tử thức ăn hữu cơ. Cuối cùng chúng ta sẽ xét một vài khía cạnh về viễn cảnh tiến hoá của quang hợp.

▼ Hình 10.2 Sinh vật quang tự dưỡng.

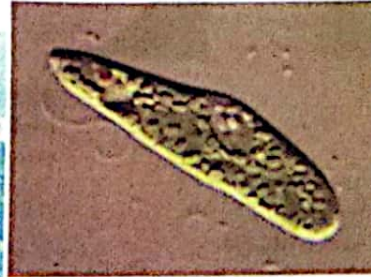
Các sinh vật này dùng năng lượng ánh sáng để tổng hợp các phân tử hữu cơ từ carbon dioxide và (trong phần lớn trường hợp) nước. Chúng không những tự nuôi sống mình mà còn nuôi sống toàn thể sinh giới (a) Trên cạn, thực vật là sinh vật sản xuất thức ăn chủ yếu. Trong môi trường thủy sinh, các sinh vật quang hợp gồm (b) tảo đa bào như tảo bẹ, (c) một số sinh vật nguyên sinh đơn bào như *Euglena*, (d) sinh vật nhân sơ gọi vi khuẩn lam và (e) các sinh vật nhân sơ quang hợp khác như vi khuẩn lưu huỳnh tía tạo lưu huỳnh (giọt hình cầu) (c,d,e: LMs).



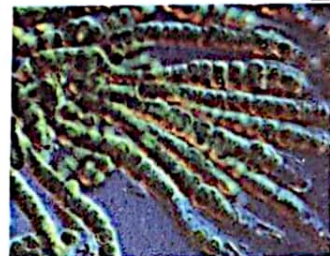
(a) Thực vật



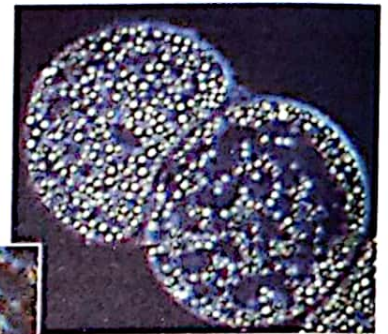
(b) Tảo đa bào



(c) Sinh vật nguyên sinh đơn bào
10 μm



(d) Vi khuẩn lam
40 μm



(e) Vi khuẩn lưu huỳnh tía
1,5 μm

KHÁI NIỆM

10.1

Quang hợp biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học của thức ăn

Khả năng nổi bật của một sinh vật khai thác năng lượng ánh sáng và dùng ánh sáng để thúc đẩy sự tổng hợp các chất hữu cơ nảy sinh từ tổ chức cấu trúc trong tế bào: Các enzyme quang hợp và các phân tử khác tập hợp trong màng sinh học, cho phép hàng loạt phản ứng hoá học cần thiết thực hiện một cách hiệu quả. Có nhiều khả năng quá trình quang hợp đã xuất hiện trong một nhóm vi khuẩn có các vùng lõm vào của màng sinh chất chứa các cụm phân tử đó. Trong các vi khuẩn quang hợp đang tồn tại, màng quang hợp gấp nếp hoạt động giống như màng trong của lục lạp, một bào quan của tế bào nhân thực mà bạn đã nghiên cứu trong Chương 6. Thực tế, người ta tin rằng

lục lạp nguyên thủy là một sinh vật nhân sơ quang hợp đã sống bên trong tế bào nhân thực. (Bạn sẽ biết nhiều hơn về giả thuyết này trong Chương 25.) Lục lạp có mặt trong nhiều sinh vật quang hợp (xem Hình 10.2), nhưng ở đây chúng ta sẽ tập trung vào thực vật.

Lục lạp: Vị trí của quang hợp trong thực vật

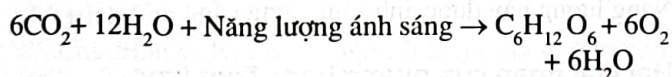
Tất cả các bộ phận có màu lục của cây như thân màu lục và quả chưa chín đều có lục lạp, nhưng lá là vị trí chủ yếu của quang hợp trong phần lớn thực vật (Hình 10.3). Có khoảng một nửa triệu lục lạp trên mm^2 của bề mặt lá. Màu của lá là từ chlorophyll, sắc tố màu lục định vị bên trong lục lạp. Năng lượng ánh sáng được chlorophyll hấp thụ có tác dụng thúc đẩy sự tổng hợp các phân tử hữu cơ trong lục lạp. Lục lạp có chủ yếu trong tế bào của **phần thịt lá** – mô ở phần bên trong của lá. Carbon dioxide xâm nhập vào lá, còn oxygen đi ra qua lỗ rất nhỏ được gọi là **khí khổng**. Nước hấp thụ qua rễ được phân phối cho lá

nhờ các gân lá. Lá cũng dùng gân để xuất đường cho rễ và các bộ phận không quang hợp khác của cây.

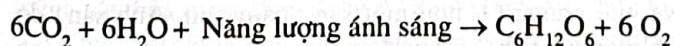
Một tế bào mô thịt lá điển hình có khoảng 30 đến 40 lục lạp. Mỗi bào quan có cỡ 2 - 4 μm đến khoảng 4 - 7 μm . Một lớp vỏ gồm hai lớp màng bao lấy stroma (chất nền), chất lỏng đậm đặc bên trong lục lạp. Một hệ túi màng liên kết qua lại phức tạp được gọi là **thylakoid** tách stroma khỏi xoang khác – phần bên trong của thylakoid hoặc *xoang thylakoid*. Trong một số vị trí, túi thylakoid được xếp thành cột gọi là *grana*. Chlorophyll định vị trong các màng thylakoid. (Các phần màng quang hợp lổm gập vào bên trong tế bào của các tế bào nhân sơ cũng được gọi là màng thylakoid, xem Hình 27.7b). Chúng ta vừa xem xét các vị trí của quang hợp trong cây và bây giờ chúng ta sẵn sàng xem xét sâu hơn về quá trình quang hợp.

Theo dõi đường đi của các nguyên tử trong quá trình quang hợp: *Tìm hiểu khoa học*

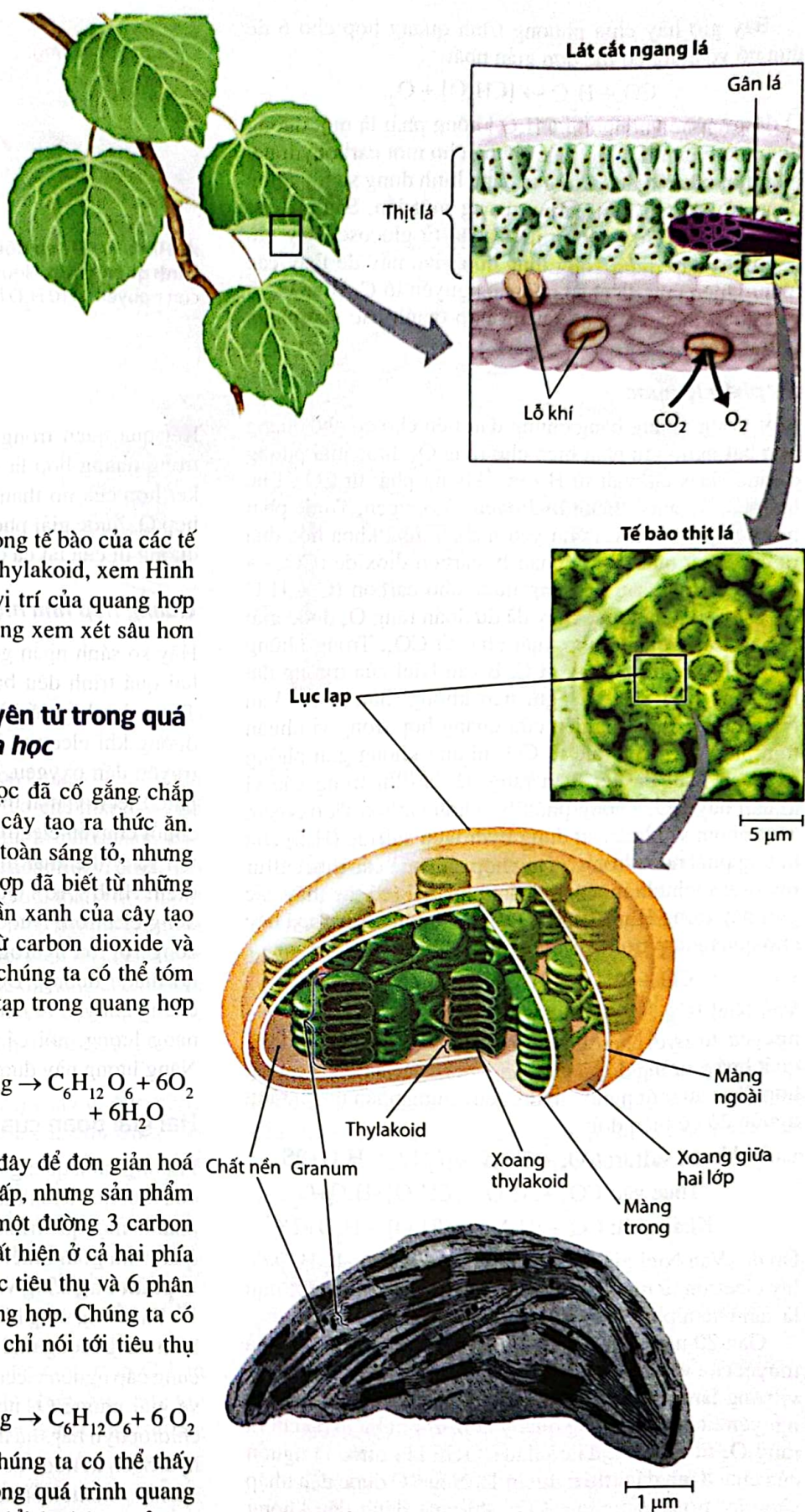
Trong hàng thế kỷ, các nhà khoa học đã cố gắng chấp nối lại thành quả quá trình mà nhờ đó cây tạo ra thức ăn. Mặc dù một số bước vẫn chưa hoàn toàn sáng tỏ, nhưng phương trình tổng quát của quang hợp đã biết từ những năm 1800: Khi có ánh sáng các phần xanh của cây tạo ra các hợp chất hữu cơ và oxygen từ carbon dioxide và nước. Dùng các công thức phân tử, chúng ta có thể tóm tắt đầy các phản ứng hoá học phức tạp trong quang hợp theo phương trình hoá học này:



Chúng ta dùng glucose ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) ở đây để đơn giản hoá mối quan hệ giữa quang hợp và hô hấp, nhưng sản phẩm trực tiếp của quang hợp thực sự là một đường 3 carbon dùng để tổng hợp glucose. Nước xuất hiện ở cả hai phía của phương trình do 12 phân tử được tiêu thụ và 6 phân tử được tạo mới trong quá trình quang hợp. Chúng ta có thể đơn giản hoá phương trình nhờ chỉ nói tới tiêu thụ thực của nước:

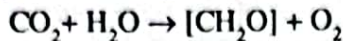


Viết phương trình theo dạng này, chúng ta có thể thấy rằng sự biến đổi hoá học chung trong quá trình quang hợp là sự nghịch chuyển của biến đổi hoá học xảy ra trong hô hấp tế bào. Cả hai quá trình chuyển hoá này đều xảy ra trong các tế bào thực vật. Song như bạn sẽ biết ngay rằng lục lạp không tổng hợp đường theo cách nghịch chuyển đơn các bước của hô hấp



▲ **Hình 10.3 Phóng to dần vị trí của quang hợp trong cây.** Lá là cơ quan quang hợp chủ yếu trong cây. Các bức tranh này đưa bạn quan sát một lá, rồi một tế bào và cuối cùng đi vào một lục lạp, bào quan ở đó xảy ra quang hợp (ở giữa, LM; dưới cùng, TEM).

Bây giờ hãy chia phương trình quang hợp cho 6 để đưa nó về dạng có thể đơn giản nhất:



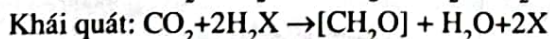
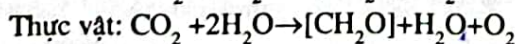
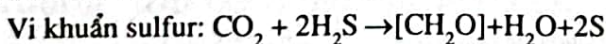
Ở đây, ngược vuông chỉ CH_2O không phải là một đường thực mà biểu thị công thức chung cho một carbohydrate. Nói một cách khác, chúng ta đang hình dung sự tổng hợp phân tử đường một carbon trong một lần. Sáu lần lặp lại về lý thuyết sẽ tạo ra một phân tử glucose. Bây giờ chúng ta hãy dùng công thức đơn giản này để thấy các nhà nghiên cứu đã chấp nối các nguyên tố C, H và O, từ các chất phản ứng của quang hợp thành các sản phẩm như thế nào.

Sự phân ly nước

Một trong những bằng chứng đầu tiên cho cơ chế quang hợp bắt nguồn từ phát hiện cho rằng O_2 được giải phóng ở thực vật xuất phát từ H_2O và không phải từ CO_2 . Lục lạp phân ly nước thành hydrogen và oxygen. Trước phát minh này, giả thuyết chủ yếu mà các nhà khoa học đưa ra cho rằng quang hợp phân ly carbon dioxide ($\text{CO}_2 \rightarrow \text{C} + \text{O}_2$) và về sau bổ sung nước cho carbon ($\text{C} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow [\text{CH}_2\text{O}]$). Giả thuyết này đã dự đoán rằng O_2 được giải phóng trong quang hợp xuất phát từ CO_2 . Trong những năm 1930, ý tưởng này bị C. B. van Niel của trường đại học tổng hợp Stanford nghi ngờ không thừa nhận. Van Niel đã tiến hành nghiên cứu quang hợp trong vi khuẩn tổng hợp carbohydrate từ CO_2 nhưng không giải phóng O_2 . Van Niel đã kết luận rằng dù sao thì trong các vi khuẩn này CO_2 không phân ly thành carbon và oxygen. Một nhóm vi khuẩn sử dụng hydrogen sulfide (H_2S) chứ không phải nước trong quang hợp, tạo nên các giọt sulfur màu vàng như là một sản phẩm phế thải (có thể thấy các giọt này trong Hình 10.2e). Đây là phương trình hoá học cho quang hợp trong các vi khuẩn sulfur này:

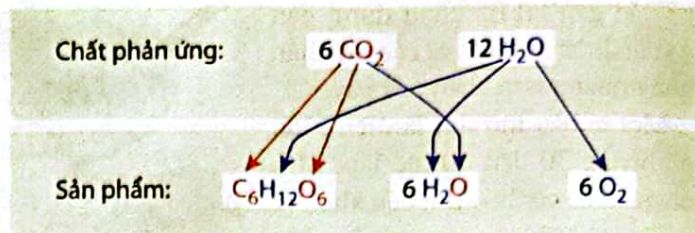
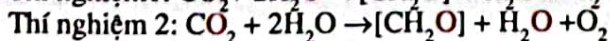


Van Niel lý giải rằng vi khuẩn phân ly H_2S và dùng các nguyên tử hydrogen để tạo ra đường. Về sau ông khái quát hoá ý tưởng đó và cho rằng tất cả các sinh vật quang hợp đều cần một nguồn hydrogen nhưng nhấn mạnh rằng nguồn đó có biến đổi:



Do đó, Van Niel giả thuyết rằng thực vật phân ly H_2O để lấy electron từ nguyên tử hydrogen và giải phóng O_2 như là sản phẩm phụ.

Gần 20 năm sau các nhà khoa học đã khẳng định giả thuyết của van Niel nhờ dùng oxygen-18 (^{18}O), một đồng vị nặng làm chất đánh dấu để theo dõi đường đi của các nguyên tử oxygen trong quang hợp. Thí nghiệm đã chỉ ra rằng O_2 từ thực vật đã có dấu ^{18}O chỉ khi nước là nguồn của chất đánh dấu (thí nghiệm 1). Nếu ^{18}O được dẫn nhập vào cây trong dạng của CO_2 , thì chất đánh dấu không xuất hiện trong O_2 giải phóng ra (thí nghiệm 2). Theo tóm tắt sau đây, màu đỏ ghi chú các nguyên tử oxygen (^{18}O) được đánh dấu:



▲ Hình 10.4 Theo dõi đường đi của các nguyên tử trong quá trình quang hợp. Nguyên tử từ CO_2 thể hiện bằng màu da cam, còn nguyên tử từ H_2O là màu xanh.

Kết quả quan trọng của sự đối chỗ của các nguyên tử trong quang hợp là sự chiết rút hydrogen từ nước và sự kết hợp của nó thành đường. Sản phẩm thừa của quang hợp O_2 được giải phóng vào khí quyển. Hình 10.4 chỉ rõ đường đi của tất cả các nguyên tử trong quang hợp.

Quang hợp như một quá trình oxy hoá khử

Hãy so sánh ngắn gọn quang hợp với hô hấp tế bào. Cả hai quá trình đều bao gồm các phản ứng oxy hoá khử. Trong hô hấp tế bào, năng lượng được giải phóng từ đường khi electron kết hợp với hydrogen do chất mang truyền đến oxygen, hình thành nước như một sản phẩm phụ. Electron mất thế năng khi chúng “sụt thế” xuôi theo chuỗi chuyển electron hướng đến oxygen có độ âm điện lớn và ty thể khai thác năng lượng này để tổng hợp ATP (xem Hình 9.16). Quang hợp đảo ngược chiều hướng của dòng electron. Nước bị phân ly và electron được truyền cùng với ion hydrogen từ nước đến carbon dioxide, khử nó thành đường. Do electron tăng lên về thế năng khi chúng chuyển từ nước đến đường, nên quá trình này cần năng lượng, nói cách khác đây là quá trình thu nhiệt. Năng lượng này được ánh sáng cung cấp.

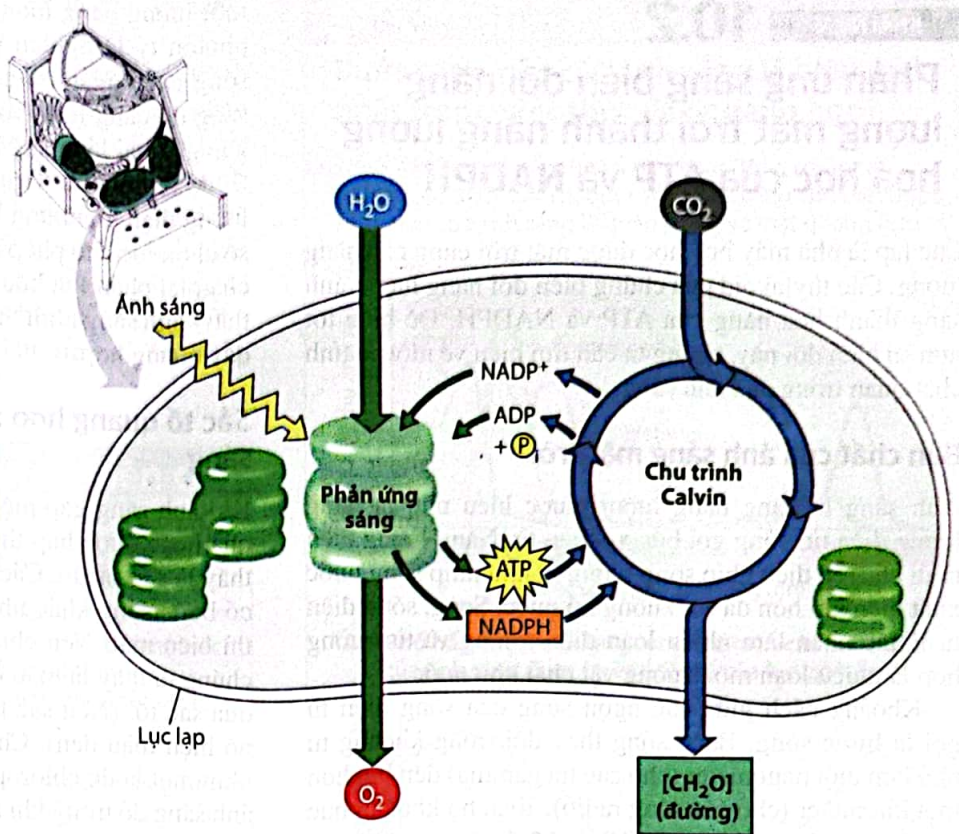
Hai giai đoạn của quang hợp: Tóm lược

Phương trình quang hợp cứ tưởng là dạng tóm tắt đơn giản của một quá trình rất phức tạp. Thực ra, quang hợp không phải là một quá trình đơn lẻ mà gồm hai quá trình và mỗi quá trình gồm nhiều bước. Hai giai đoạn của quang hợp là phản ứng sáng và chu trình Calvin (Hình 10.5).

Phản ứng sáng là các bước của quang hợp có chức năng biến năng lượng mặt trời thành hoá năng. Sự phân ly nước cung cấp nguồn electron và proton (các ion hydrogen, H^+) và giải phóng O_2 như một sản phẩm phụ. Ánh sáng do chlorophyll hấp thụ thúc đẩy sự dẫn chuyển electron và ion hydrogen từ nước đến chất nhận là NADP^+ (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate), ở đây chúng được dự trữ tạm thời. Chất nhận electron NADP^+ là chất cùng dạng đầu tiên với NAD^+ hoạt động như một chất mang electron trong hô hấp tế bào và hai phân tử chỉ khác nhau do có nhóm phosphate thêm trong phân tử NADP^+ . Phản ứng sáng dùng năng lượng mặt trời để khử NADP^+ thành

► **Hình 10.5 Tổng quan về quang hợp. Sự phối hợp của phản ứng sáng và chu trình Calvin.** Màng thylakoid trong lục lạp là vị trí của các phản ứng sáng, trong khi đó chu trình Calvin xảy ra trong stroma. Phản ứng sáng dùng năng lượng mặt trời để tổng hợp ATP và NADPH và theo thứ tự hai chất này cung cấp hoá năng và lực khử cho chu trình Calvin. Chu trình Calvin kết hợp CO_2 thành phân tử hữu cơ, những chất sẽ được biến đổi thành đường. (Nhớ rằng các đường đơn giản nhất có công thức là một bội số của CH_2O).

Một phiên bản nhỏ hơn của sơ đồ này sẽ được tái xuất hiện trong một số hình tiếp đến để lưu ý rằng các sự kiện được mô tả bất luận xảy ra trong các phản ứng sáng hay trong chu trình Calvin.



NADPH nhờ bổ sung một đôi electron cùng với H^+ . Phản ứng sáng cũng phát sinh ATP, dùng cơ chế hoá thẩm để cung cấp năng lượng chuyển một nhóm phosphate cho ADP, một quá trình gọi là **quang phosphoryl hoá**. Do đó, ban đầu năng lượng ánh sáng biến đổi thành hoá năng dưới dạng gồm hai chất: NADPH, một nguồn electron như là “lực khử” có thể truyền cho một chất nhận electron rồi khử nó và ATP - tiền tệ năng lượng đa năng của tế bào. Lưu ý rằng phản ứng sáng không tạo đường và sự tạo đường chỉ xảy ra trong giai đoạn thứ hai của quang hợp – chu trình Calvin.

Chu trình Calvin mang tên Melvin Calvin, ông cùng đồng sự bắt đầu làm sáng tỏ các bước của chu trình vào cuối những năm 1940. Chu trình bắt đầu bằng việc kết hợp CO_2 từ không khí thành các phân tử hữu cơ đã có trong lục lạp. Sự kết hợp ban đầu của carbon thành các hợp chất hữu cơ gọi sự **cố định carbon**. Về sau chu trình Calvin khử carbon đã cố định thành carbohydrate nhờ bổ sung các electron. Sự khử được thực hiện bởi NADPH, nó mang các electron để khử từ trong các phản ứng sáng. Để biến đổi CO_2 thành carbohydrate, chu trình Calvin cũng cần hoá năng dưới dạng ATP do phản ứng sáng tạo ra. Như vậy, chính chu trình Calvin tạo ra đường, nhưng chỉ với sự trợ giúp của NADPH và ATP do phản ứng sáng tạo ra. Đôi khi người ta xem xét các bước chuyển hoá của chu trình Calvin như là các phản ứng tối hay các phản ứng không phụ thuộc ánh sáng do không một bước nào cần ánh sáng một cách trực tiếp. Tuy nhiên, chu trình Calvin trong phần lớn thực vật xảy ra trong ánh sáng ban ngày, nhờ đó phản ứng sáng có thể bổ sung NADPH và

ATP mà chu trình Calvin cần. Về cơ bản, lục lạp dùng năng lượng ánh sáng để tổng hợp đường nhờ điều phối hai giai đoạn của quang hợp.

Như Hình 10.5 cho thấy, thylakoid của lục lạp là vị trí của phản ứng sáng, trong khi đó chu trình Calvin xảy ra trong stroma. Trong thylakoid, phân tử NADP^+ thu nhận electron, còn ADP lấy phosphate để tạo NADPH và ATP rồi chúng được phóng thích vào stroma và thực hiện vai trò quyết định trong chu trình Calvin. Hai giai đoạn của quang hợp được xử lý trong hình này như là module chuyển hoá bao gồm các thành phần của hai module và từ đó khởi động để tạo ra các sản phẩm. Bước tiếp theo của chúng ta là tìm hiểu quang hợp chi tiết hơn xem hai giai đoạn hoạt động như thế nào bắt đầu với các phản ứng sáng.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 10.1

1. Các phân tử chất phản ứng của quang hợp đi tới lục lạp trong lá như thế nào?
2. Việc sử dụng đồng vị oxygen giúp làm sáng tỏ cơ chế chuyển hoá hoá học của quang hợp như thế nào?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Rõ ràng chu trình Calvin đòi hỏi các sản phẩm của phản ứng sáng ATP và NADPH. Giả sử một bạn cùng lớp khẳng định rằng đảo ngược lại là không đúng – rằng các phản ứng sáng không phụ thuộc vào chu trình Calvin và với ánh sáng liên tục có thể duy trì sự tạo ATP và NADPH. Bạn đồng ý hay phản bác? Giải thích

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Phản ứng sáng biến đổi năng lượng mặt trời thành năng lượng hoá học của ATP và NADPH

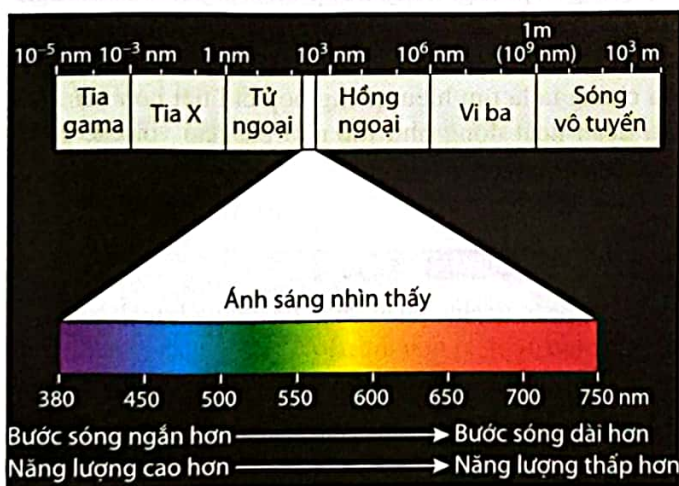
Lục lạp là nhà máy hoá học được mặt trời cung cấp năng lượng. Các thylakoid của chúng biến đổi năng lượng ánh sáng thành hoá năng của ATP và NADPH. Để hiểu tốt hơn sự biến đổi này, chúng ta cần tìm hiểu về một số tính chất quan trọng của ánh sáng.

Bản chất của ánh sáng mặt trời

Ánh sáng là dạng năng lượng được hiểu như là năng lượng điện từ, cũng gọi bức xạ điện từ. Năng lượng điện từ di chuyển theo nhịp sóng tương tự như nhịp sóng nước xuất hiện khi hòn đá rơi xuống hồ nước. Song, sóng điện từ là tác nhân làm nhiễu loạn điện trường và từ trường hơn là nhiễu loạn môi trường vật chất như nước.

Khoảng cách giữa các ngọn sóng của sóng điện từ gọi là **bước sóng**. Bước sóng thay đổi trong khoảng từ nhỏ hơn một nanometer (cho các tia gamma) đến lớn hơn một kilometer (cho các sóng radio). Toàn bộ khoảng bức xạ này gọi là **phổ điện từ (Hình 10.6)**. Đoạn phổ điện từ quan trọng nhất cho sự sống là băng hẹp từ khoảng 380nm đến 750nm theo bước sóng. Bức xạ này gọi là **ánh sáng nhìn thấy** bởi vì mắt người có thể phát hiện được các màu khác nhau của nó.

Mô hình của ánh sáng như là sóng giải thích nhiều tính chất của ánh sáng nhưng theo khía cạnh nào đó thì ánh sáng mang tính chất như thể nó gồm các hạt rời rạc gọi là **photon**. Photon không phải là các vật hữu hình mà chúng hoạt động giống như vật ở chỗ mỗi photon có



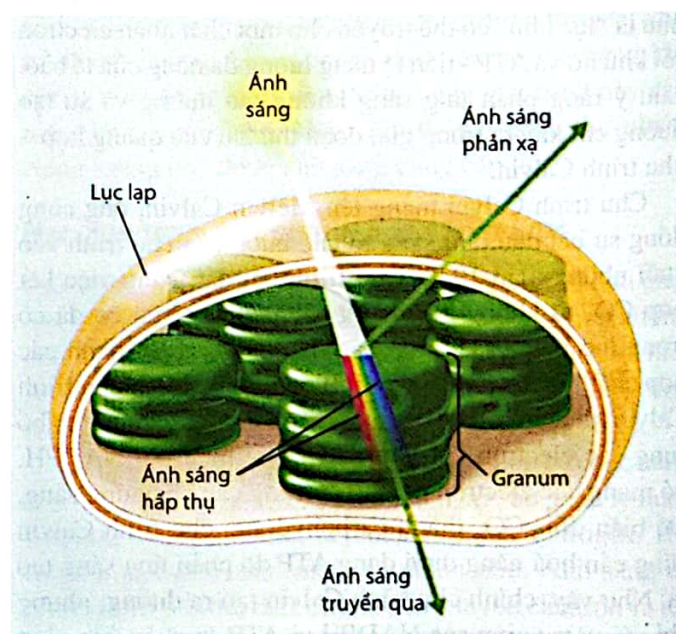
▲ **Hình 10.6 Phổ điện từ.** Ánh sáng trắng là hỗn hợp của tất cả các bước sóng của ánh sáng nhìn thấy. Lăng kính có thể tách ánh sáng trắng thành các màu thành phần nhờ uốn cong ánh sáng gồm các bước sóng khác nhau ở các góc khác nhau. (Các giọt nước trong khí quyển có thể hoạt động như lăng kính hình thành một dải cầu vồng, xem Hình 10.1). Ánh sáng nhìn thấy thúc đẩy quang hợp.

một lượng năng lượng xác định. Lượng năng lượng của photon tỷ lệ nghịch với bước sóng của ánh sáng, bước sóng càng ngắn thì năng lượng của mỗi photon của ánh sáng đó càng lớn. Do đó, photon của ánh sáng tím chứa gấp gần hai lần năng lượng của photon ánh sáng đỏ.

Mặc dù Mặt Trời phát xạ phổ toàn phần của năng lượng điện từ, nhưng khí quyển hoạt động giống như cửa sổ chọn lọc cho phép ánh sáng nhìn thấy đi qua trong khi chặn lại phần lớn bức xạ khác. Phần phổ chúng ta có thể thấy- ánh sáng nhìn thấy- cũng là bức xạ có tác dụng thúc đẩy quang hợp.

Sắc tố quang hợp : Các thụ thể thu nhận ánh sáng

Khi ánh sáng gặp một vật, nó có thể bị phản xạ, truyền qua hoặc được hấp thụ. Các chất hấp thụ ánh sáng nhìn thấy là các sắc tố. Các sắc tố khác nhau hấp thụ ánh sáng có bước sóng khác nhau và các bước sóng được hấp thụ thì biến mất. Nếu chiếu sắc tố với ánh sáng trắng, màu chúng ta thấy là màu bị sắc tố phản xạ hoặc được truyền qua sắc tố. (Nếu sắc tố hấp thụ tất cả các bước sóng thì nó hiện màu đen). Chúng ta thấy màu lục khi chúng ta nhìn một lá do chlorophyll hấp thụ ánh sáng xanh tím và ánh sáng đỏ trong khi truyền qua và phản xạ ánh sáng lục (**Hình 10.7**). Khả năng của sắc tố để hấp thụ các bước sóng ánh sáng khác nhau có thể xác định bằng thiết bị gọi **quang phổ kế**. Thiết bị này định hướng các chùm sáng có bước sóng khác nhau đi qua dung dịch sắc tố và đo phần ánh sáng truyền qua ở mỗi bước sóng. Đồ thị



▲ **Hình 10.7 Tại sao lá có màu lục:** Sự tương tác của ánh sáng với lục lạp. Các phân tử chlorophyll của lục lạp hấp thụ ánh sáng xanh tím và ánh sáng đỏ (các màu hiệu quả nhất trong thúc đẩy quang hợp) và cho ánh sáng lục phản xạ hoặc truyền qua. Điều đó giải thích tại sao lá có màu lục.

biểu diễn sự hấp thụ ánh sáng của sắc tố đối với bước sóng gọi **phổ hấp thụ (Hình 10.8)**.

Phổ hấp thụ của sắc tố lục lạp là chìa khoá giải thích cho tính hiệu quả tương đối của các bước sóng khác nhau cho việc thúc đẩy quang hợp vì ánh sáng có thể thực hiện công trong lục lạp chỉ khi nó được hấp thụ. **Hình 10.9a** biểu thị phổ hấp thụ của ba loại sắc tố trong lục lạp: **chlorophyll a** tham gia trực tiếp trong các phản ứng sáng, sắc tố phụ **chlorophyll b** và một nhóm các sắc tố phụ gọi là sắc tố vàng (carotenoid). Phổ của chlorophyll *a* cho thấy rằng ánh sáng xanh tím (lam tím) và ánh sáng

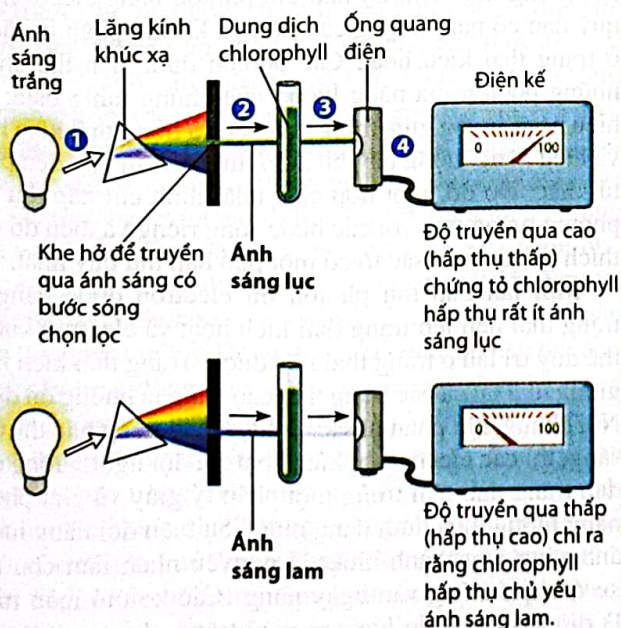
▼ Hình 10.8 Phương pháp nghiên cứu

Xác định phổ hấp thụ

ỨNG DỤNG Phổ hấp thụ là hiển thị mức độ hấp thụ các bước sóng khác nhau của ánh sáng nhìn thấy bởi một sắc tố nhất định. Phổ hấp thụ của các sắc tố khác nhau của lục lạp giúp nhà khoa học xác định vai trò của mỗi sắc tố trong cây.

KĨ THUẬT Quang phổ kế xác định lượng ánh sáng tương đối của các bước sóng khác nhau được hấp thụ và truyền qua dung dịch sắc tố.

- 1 Ánh sáng trắng được tách thành các màu (bước sóng) nhờ lăng kính.
- 2 Lần lượt các màu khác nhau của ánh sáng được truyền qua mẫu thí nghiệm (chlorophyll trong mẫu này). Ánh sáng lục (xanh lá cây) và ánh sáng xanh da trời được thể hiện ở đây.
- 3 Ánh sáng truyền qua va chạm ống quang điện và biến năng lượng ánh sáng thành dòng điện.
- 4 Dòng điện được đo bằng điện kế. Điện kế chỉ rõ phần ánh sáng được truyền qua mẫu, từ đó chúng ta có thể xác định lượng ánh sáng được hấp thụ.



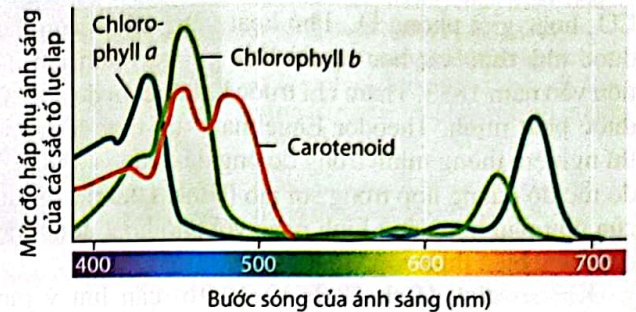
KẾT QUẢ Xem Hình 10.9a về phổ hấp thụ của ba loại sắc tố của lục lạp.

▼ Hình 10.9 Tìm hiểu

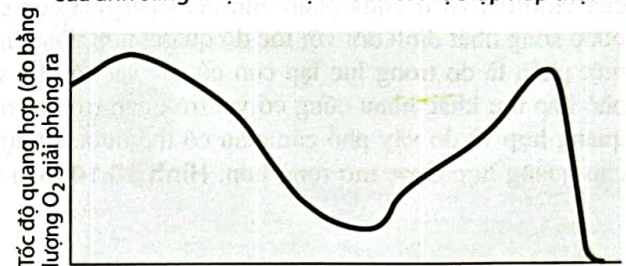
Bước sóng nào của ánh sáng là hiệu quả nhất trong việc thúc đẩy quang hợp?

THÍ NGHIỆM Phổ hấp thụ và phổ hoạt động trong thí nghiệm cổ điển của Theodor W. Engelmann cho biết bước sóng nào của ánh sáng là quan trọng về mặt quang hợp.

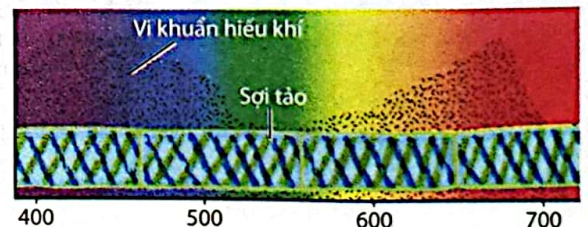
KẾT QUẢ



(a) **Phổ hấp thụ.** Ba đường cong thể hiện các bước sóng của ánh sáng được ba loại sắc tố của lục lạp hấp thụ.



(b) **Phổ hoạt động.** Đồ thị này biểu diễn tốc độ quang hợp liên quan đến bước sóng. Phổ hoạt động này giống phổ hấp thụ của chlorophyll *a*, nhưng không phù hợp một cách chính xác (xem phần a). Sở dĩ như vậy, một phần là do sự hấp thụ ánh sáng của các sắc tố phụ như chlorophyll *b* và các sắc tố vàng (carotenoid).



(c) **Thí nghiệm của Engelmann.** Năm 1883, Theodor W. Engelmann làm thí nghiệm chiếu sáng sợi tảo với ánh sáng đã truyền qua lăng kính nên các đoạn khác nhau của sợi tảo được chiếu tiếp cận các bước sóng khác nhau. Ông đã dùng vi khuẩn hiếu khí, vi khuẩn này tập trung gần nguồn oxygen, để xác định đoạn tảo nào giải phóng O_2 lớn nhất và do đó quang hợp lớn nhất. Vi khuẩn tụ tập lại với số lượng lớn nhất xung quanh phần tảo được chiếu ánh sáng xanh tím hoặc ánh sáng đỏ.

KẾT LUẬN Ánh sáng trong phần xanh tím và đỏ của phổ là hiệu quả nhất trong việc thúc đẩy quang hợp

NGUỒN T.W. Engelmann, *Bacteriam photometacum*. Ein Betrag zur vergleichenden Physiologie des licht- und farbensinnes, *Archiv für Physiologie* 30: 95 - 124 (1883).

ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu Engelmann đặt một kính lọc ánh sáng đỏ giữa lăng kính và tảo thì kết quả thu được sẽ khác nhau thế nào?

đó tác động tốt nhất đối với quang hợp, vì chúng được hấp thụ, trong khi ánh sáng xanh lá cây (lục) là màu có hiệu quả kém nhất. Điều đó được khẳng định nhờ **phổ hoạt động** cho quang hợp (**Hình 10.9b**). Phổ hoạt động phản ánh tính hiệu quả tương đối của các bước sóng khác nhau của bức xạ trong việc điều khiển quá trình quang hợp. Để biểu diễn phổ hoạt động, người ta chiếu ánh sáng có màu khác nhau cho lục lạp và vẽ đồ thị bước sóng đối chiếu với các số đo về tốc độ quang hợp như sự tiêu thụ CO_2 hoặc giải phóng O_2 . Phổ hoạt động cho quang hợp được nhà thực vật học người Đức chứng minh lần đầu tiên vào năm 1883. Thậm chí trước khi thiết bị đo mức O_2 được phát minh, Theodor Engelmann đã thực hiện một thí nghiệm thông minh trong đó ông đã dùng vi khuẩn để đo tốc độ quang hợp trong sợi tảo (**Hình 10.9c**). Kết quả của ông phù hợp đáng kinh ngạc với phổ hoạt động hiện đại được biểu thị trong Hình 10.9b.

Khi so sánh Hình 10.9a và 10.9b cần lưu ý rằng phổ hoạt động cho quang hợp không hoàn toàn khớp với phổ hấp thụ của chlorophyll *a*. Riêng phổ hấp thụ của chlorophyll *a* chưa phản ánh hết hiệu quả của các bước sóng nhất định đối với tốc độ quang hợp. Điều này một phần là do trong lục lạp còn có các sắc tố phụ với phổ hấp thụ khác nhau cũng có vai trò quan trọng trong quang hợp và do vậy phổ các màu có thể được sử dụng cho quang hợp được mở rộng hơn. **Hình 10.10** biểu thị

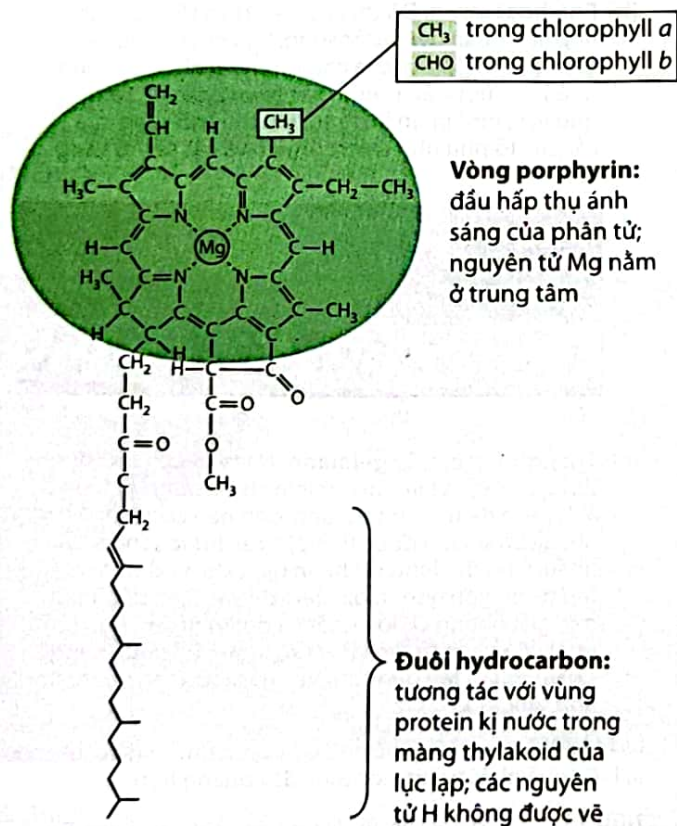
cấu trúc chlorophyll *a* so với một trong các sắc tố phụ như chlorophyll *b*. Sự khác nhau chút ít về cấu trúc giữa chúng là đủ để làm cho hai sắc tố hấp thụ các bước sóng khác nhau chút ít trong phần đỏ và xanh vàng của phổ (xem Hình 10.9a). Kết quả là, chlorophyll *a* có màu xanh lục còn chlorophyll *b* có màu xanh vàng (màu xanh oliu).

Các sắc tố phụ khác bao gồm sắc tố vàng hoặc da cam (carotenoids). Đó là các hydrocarbon có sắc màu vàng và da cam khác nhau do chúng hấp thụ ánh sáng tím và xanh lục (xem Hình 10.9a). Các sắc tố carotenoid có thể mở rộng phổ màu cho quang hợp. Song chức năng quan trọng hơn, ít nhất của một vài loại carotenoid, là *quang bảo vệ*: Hợp chất này hấp thụ và tiêu tán năng lượng ánh sáng thừa mà nếu không sẽ làm tổn thương chlorophyll hoặc tương tác với oxygen hình thành các phân tử oxy hoá mạnh làm nguy hại cho tế bào. Đáng chú ý là carotenoid giống với chất quang bảo vệ trong lục lạp có vai trò quang bảo vệ trong mắt người. Các phân tử này và những chất có liên quan thường có trong các sản phẩm thức ăn bổ dưỡng tự nhiên có giá trị như là các "hoá chất thực vật" (phytochemical), các hợp chất có tính chất chống oxy hoá. Thực vật có thể tổng hợp tất cả các chất chống oxy hoá mà chúng cần, nhưng con người và các động vật khác thì phải thu nhận một số chất chống oxy hoá từ khẩu phần thức ăn hằng ngày.

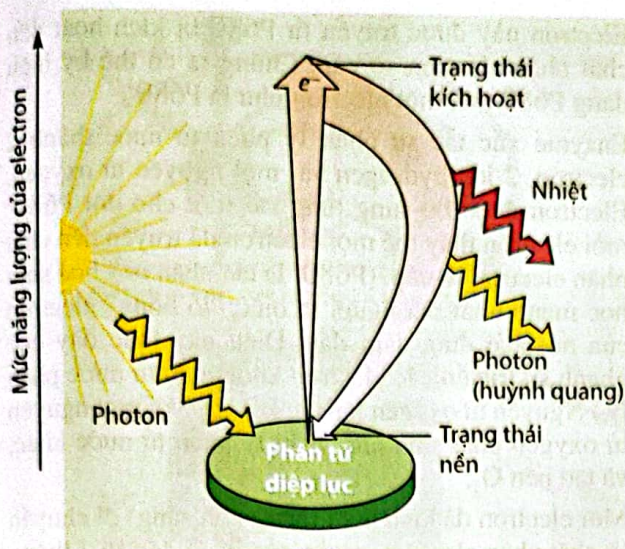
Ánh sáng kích hoạt chlorophyll

Điều gì xảy ra một cách chính xác khi chlorophyll và các sắc tố khác hấp thụ ánh sáng? Màu tương ứng với bước sóng hấp thụ bị mất đi trong phổ của ánh sáng truyền qua và phổ ánh sáng phản xạ, nhưng năng lượng không thể biến mất. Khi phân tử hấp thụ một photon ánh sáng thì một trong các electron của phân tử được nâng lên một quỹ đạo mà ở đó nó có nhiều thế năng hơn. Khi electron ở trong quỹ đạo bình thường thì phân tử sắc tố được coi là ở trạng thái nền. Sự hấp thụ photon nâng electron lên quỹ đạo có năng lượng cao hơn và khi đó phân tử sắc tố ở trạng thái kích hoạt. Các photon được hấp thụ chỉ là những photon mà năng lượng của chúng đúng bằng với hiệu năng lượng giữa trạng thái nền và trạng thái kích hoạt và hiệu năng lượng này biến đổi từ phân tử này đến phân tử khác. Do đó, một hợp chất nhất định chỉ hấp thụ các photon tương ứng với các bước sóng riêng và điều đó giải thích tại sao mỗi sắc tố có một phổ hấp thụ duy nhất.

Mỗi lần hấp thụ photon thì electron được nâng từ trạng thái nền lên trạng thái kích hoạt và electron không thể duy trì lâu ở trạng thái này được. Trạng thái kích hoạt giống như tất cả các trạng thái cao năng là không ổn định. Nói chung, khi phân tử sắc tố được tách riêng hấp thụ ánh sáng, thì các electron bị kích hoạt rơi đột ngột xuống quỹ đạo trạng thái nền trong một phần tỷ giây và giải phóng năng lượng thừa dưới dạng nhiệt. Sự biến đổi năng lượng ánh sáng này thành nhiệt là nguyên nhân làm cho đầu xe ô tô quá nóng vào ngày nắng (Các xe ô tô màu trắng là dịu mát nhất do lớp sơn màu trắng phủ ngoài ô tô có tác dụng phản xạ tất cả các bước sóng của ánh sáng nhìn thấy, mặc dù nó có thể hấp thụ bức xạ tử ngoại và bức xạ không thấy khác). Ở trạng thái tách rời, một số sắc tố kể



▲ **Hình 10.10** Cấu trúc các phân tử chlorophyll trong lục lạp của thực vật. Chlorophyll *a* và chlorophyll *b* chỉ khác nhau về một nhóm chức năng liên kết với cấu trúc hữu cơ gọi vòng porphyrin.



(a) Kích hoạt các phân tử chlorophyll bị tách rời



(b) Phát huỳnh quang

◀ **Hình 10.11 Ánh sáng kích hoạt chlorophyll bị tách riêng.** (a) Sự hấp thụ photon chuyển phân tử chlorophyll từ trạng thái nền đến trạng thái kích hoạt. Photon nâng electron lên quỹ đạo, nơi nó có nhiều thế năng hơn. Nếu phân tử được chiếu sáng tồn tại trong dung dịch, electron kích hoạt lập tức rơi xuống quỹ đạo trạng thái nền và năng lượng thừa được giải phóng dưới dạng nhiệt và huỳnh quang (ánh sáng). (b) Dung dịch chlorophyll được kích thích với ánh sáng tử ngoại thì phát huỳnh quang với phát sáng đỏ - da cam.

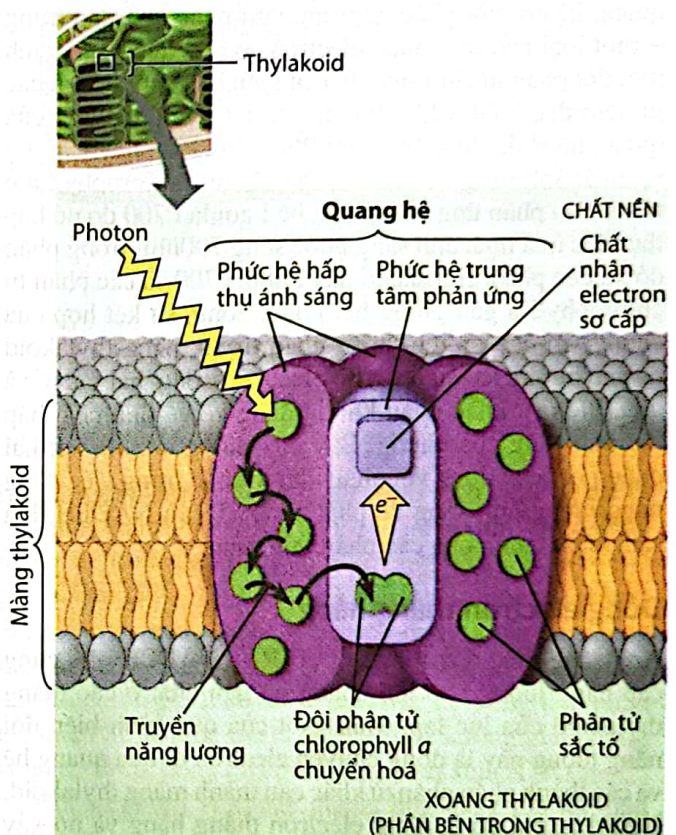
ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu lá chứa cùng nồng độ chlorophyll như dung dịch được chiếu cùng ánh sáng tử ngoại thì sẽ không thấy huỳnh quang. Giải thích sự khác nhau về sự phát huỳnh quang giữa dung dịch và lá.

cả chlorophyll, phát xạ ánh sáng cũng như nhiệt sau khi chúng hấp thụ photon. Khi electron kích hoạt rơi xuống trạng thái nền, photon bị bật ra. Sự phát sáng này được gọi hiện tượng huỳnh quang. Nếu dung dịch chlorophyll tách từ lục lạp được chiếu sáng, nó sẽ phát huỳnh quang có màu đỏ da cam và toả nhiệt (**Hình 10.11**).

Quang hệ: Phức hệ trung tâm phản ứng kết hợp với các phức hệ hấp thụ ánh sáng

Phân tử chlorophyll bị kích hoạt do hấp thụ năng lượng ánh sáng tạo ra các kết quả rất khác nhau trong lục lạp nguyên vẹn so với chlorophyll trong dung dịch (xem Hình 10.11) Trong môi trường tự nhiên của màng thylakoid, phân tử chlorophyll cùng với các phân tử hữu cơ nhỏ khác và protein được tổ chức thành các quang hệ.

Quang hệ bao gồm phức hệ protein gọi là **phức hệ trung tâm phản ứng** được bao quanh bằng một số phức hệ hấp thụ ánh sáng (**Hình 10.12**). Phức hệ trung tâm phản ứng gồm một đôi phân tử chlorophyll *a* chuyển hoá. Mỗi **phức hệ hấp thụ ánh sáng** gồm các phân tử sắc tố khác nhau (có thể gồm chlorophyll *a*, chlorophyll *b* và các sắc tố vàng, carotenoid) liên kết với protein. Số lượng và chủng loại của các phân tử sắc tố tạo khả năng cho quang hệ hấp thụ ánh sáng trên một bề mặt lớn hơn và một phần phổ lớn hơn so bất kỳ phân tử sắc tố đơn lẻ nào hoạt động một mình. Đồng thời, các phức hệ hấp thụ ánh sáng này hoạt động như một antenna cho phức hệ trung tâm phản ứng. Khi phân tử sắc tố hấp thụ một photon, năng lượng được truyền từ phân tử sắc tố đến phân tử tiếp theo bên trong một phức hệ hấp thụ ánh sáng, một mức nào đó giống như “làn sóng” người ở đầu trường thể thao, cho đến khi nó được chuyển đến phức hệ trung tâm phản ứng. Phức hệ trung tâm phản ứng chứa một phân tử có khả năng nhận electron và trở nên bị khử. Đó là **chất nhận electron sơ cấp**. Đôi phân tử chlorophyll *a* trong phức hệ trung tâm phản ứng là chuyên hoá (đặc biệt) vì môi trường phân tử của chúng - vị trí của chúng



▲ **Hình 10.12 Quang hệ hấp thụ ánh sáng như thế nào.** Khi photon đập vào phân tử sắc tố trong phức hệ hấp thụ ánh sáng, năng lượng được chuyển từ phân tử này đến phân tử khác cho đến khi nó đến phức hệ trung tâm phản ứng. Ở đây, electron kích hoạt từ đôi phân tử chlorophyll *a* được chuyển đến chất nhận electron sơ cấp.

và các phân tử khác mà chúng được kết hợp, cho phép chúng dùng năng lượng ánh sáng không chỉ để nâng một electron đến một mức năng lượng cao hơn mà còn để truyền nó đến phân tử khác – chất nhận electron sơ cấp.

Sự truyền của electron được năng lượng mặt trời (hoạt hoá) từ đôi chlorophyll a trung tâm phản ứng đến chất nhận electron sơ cấp là bước đầu tiên của phản ứng sáng. Ngay khi electron của chlorophyll được kích hoạt đến mức năng lượng cao hơn, chất nhận electron sơ cấp hấp thụ nó, đó là một phản ứng oxy hoá khử. Chlorophyll tách riêng phát huỳnh quang do không có chất nhận electron, như vậy electron của chlorophyll được ánh sáng kích hoạt rơi trở lại trạng thái nền. Trong lục lạp, thế năng được biểu hiện bằng electron kích hoạt không bị mất đi. Như vậy, mỗi quang hệ (phức hệ trung tâm phản ứng được bao bọc bằng các phức hệ hấp thụ ánh sáng) hoạt động trong lục lạp như một đơn vị. Nó biến năng lượng ánh sáng thành hoá năng và cuối cùng hoá năng này sẽ được sử dụng để tổng hợp đường.

Hai loại quang hệ định vị trong màng thylakoid và phối hợp hoạt động trong phản ứng sáng của quang hợp. Chúng được gọi **quang hệ II (PSII)** và **quang hệ I (PSI)** (chúng được đặt tên theo thứ tự phát minh, nhưng quang hệ II hoạt động đầu tiên trong các phản ứng sáng). Mỗi quang hệ có một phức hệ trung tâm phản ứng đặc trưng – một loại cấu trúc nhận electron sơ cấp riêng bên cạnh một đôi phân tử chlorophyll a chuyên hoá kết hợp với các protein đặc hiệu. Chlorophyll a trung tâm phản ứng của quang hệ II đã được biết như P680 do sắc tố này hấp thụ tốt nhất ánh sáng có bước sóng 680 nm. Chlorophyll a ở trung tâm phản ứng của quang hệ I gọi là P700 do nó hấp thụ hiệu quả nhất ánh sáng bước sóng 700nm (trong phần đỏ xa của phổ). Hai sắc tố này P680 P700 là các phân tử chlorophyll a gần giống hệt nhau. Song, sự kết hợp của chúng với các protein khác nhau trong màng thylakoid có ảnh hưởng lên sự phân bố electron trong hai sắc tố và giải thích sự khác nhau không đáng kể về tính chất hấp thụ ánh sáng của chúng. Bây giờ chúng ta xem xét hai quang hệ hoạt động với nhau như thế nào trong việc dùng năng lượng ánh sáng để phát sinh ATP và NADPH, hai sản phẩm chính của các phản ứng sáng.

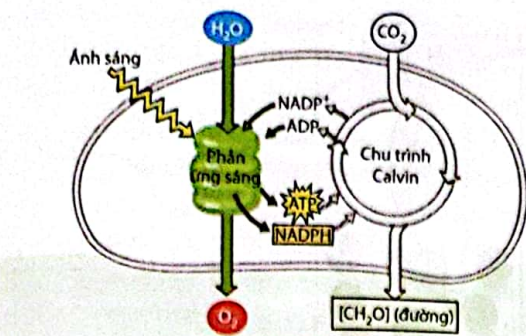
Dòng electron thẳng hàng

Ánh sáng thúc đẩy tổng hợp ATP và NADPH nhờ cung cấp năng lượng cho hai quang hệ gắn chặt ở các màng thylakoid của lục lạp. Mấu chốt của quá trình biến đổi năng lượng này là dòng chuyển electron đi qua quang hệ và các thành phần phân tử khác cấu thành màng thylakoid. Người ta gọi đó là dòng electron thẳng hàng và nó xảy ra trong phản ứng sáng của quang hợp như đã trình bày trong **Hình 10.13**. Các con số trong bài mô tả tương ứng với các bước được đánh số trong hình:

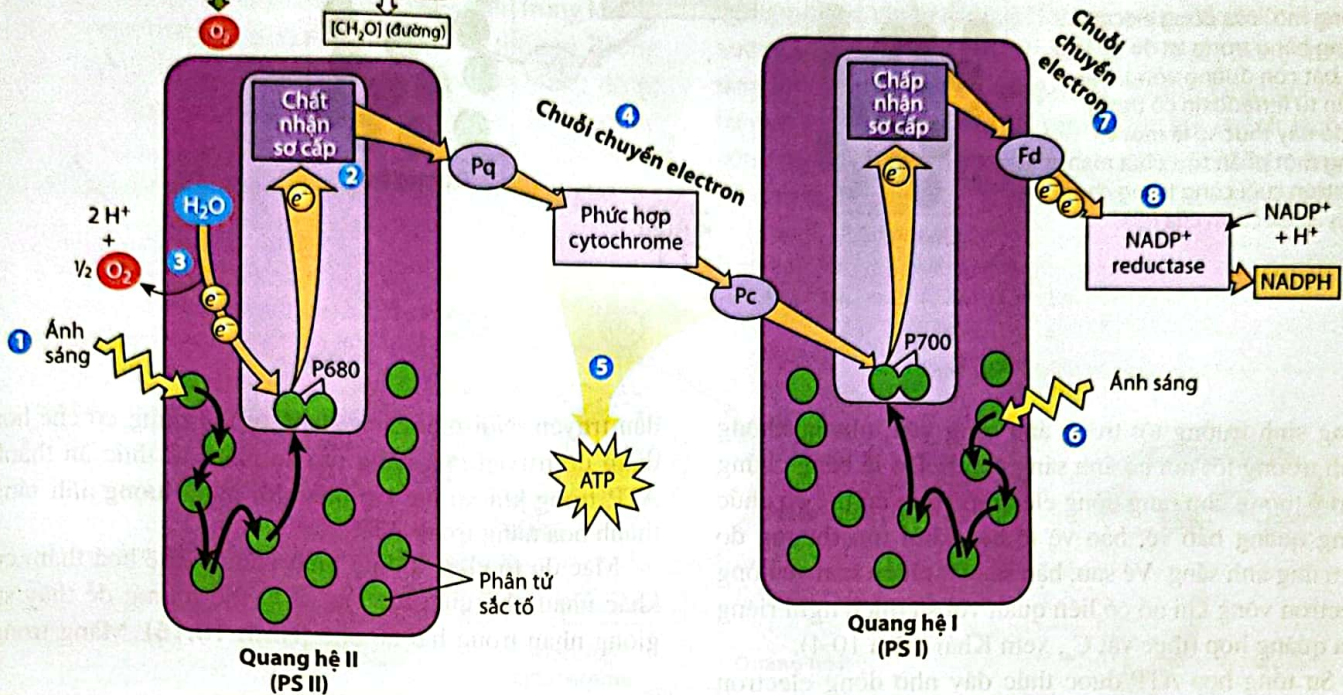
① Photon của ánh sáng đập vào một phân tử sắc tố trong phức hệ hấp thụ ánh sáng, nâng một trong các electron của phân tử sắc tố lên mức năng lượng cao hơn. Khi electron này rơi trở lại trạng thái nền, electron trong phân tử sắc tố gần kề đồng thời được nâng lên trạng thái kích hoạt. Quá trình tiếp tục và năng lượng được chuyển tiếp cho các phân tử sắc tố khác cho đến khi nó tiếp cận đôi phân tử chlorophyll a P680 trong phức hệ trung tâm phản ứng PSII. Nó kích hoạt electron trong đôi chlorophyll này thành trạng thái cao năng hơn.

- ② Electron này được truyền từ P680 bị kích hoạt đến chất nhận electron sơ cấp. Chúng ta có thể ký hiệu dạng P680 mất một electron như là $P680^+$.
- ③ Enzyme xúc tác sự phân ly phân tử nước thành 2 electron, 2 ion hydrogen và một nguyên tử oxygen. Electron được bổ sung từng cái một cho đôi $P680^+$ mỗi electron thay thế một electron đã truyền đến chất nhận electron sơ cấp. ($P680^+$ là tác nhân oxy hoá sinh học mạnh nhất mà người ta biết; “lỗ hổng” electron của nó phải được lấp đầy. Điều này thúc đẩy cực nhanh sự truyền các electron khỏi phân tử nước phân ly.) Nguyên tử oxygen lập tức kết hợp với một nguyên tử oxygen phát sinh nhờ phân ly phân tử nước khác, và tạo nên O_2 .
- ④ Mỗi electron đã kích hoạt (bằng ánh sáng) di chuyển từ chất nhận electron sơ cấp của PS II đến PS I thông qua chuỗi chuyển electron mà các thành phần của nó là giống với thành phần của chuỗi chuyển electron hoạt động trong hô hấp tế bào. Chuỗi chuyển electron giữa PS II và PS I được cấu thành bao gồm chất mang electron plastoquinone (P_q), phức hệ cytochrome và protein mang tên plastocyanin (P_c).
- ⑤ Sự “sụt thế” phát nhiệt của electron đến mức năng lượng thấp hơn có tác dụng cung cấp năng lượng để tổng hợp ATP. Khi electron di chuyển thông qua phức hệ cytochrome thì sự bơm proton xác lập gradient proton mà về sau được sử dụng trong cơ chế hoá thẩm.
- ⑥ Trong lúc ấy, năng lượng ánh sáng được truyền thông qua các sắc tố của phức hệ hấp thụ ánh sáng đến phức hệ trung tâm phản ứng của PS I, kích thích electron của đôi phân tử chlorophyll a P700 định vị ở đó. Rồi electron được ánh sáng kích hoạt được truyền đến chất nhận electron sơ cấp của PS I tạo nên một “lỗ hổng” electron trong P700 – mà bây giờ chúng ta có thể gọi $P700^+$. Nói một cách khác, lúc này $P700^+$ có thể hoạt động như một chất nhận electron, nhận electron đến phần đáy của chuỗi chuyển electron từ PS II.
- ⑦ Electron đã kích hoạt (bởi ánh sáng) được truyền trong một dãy phản ứng oxy hoá khử từ chất nhận electron sơ cấp của PS I xuôi theo chuỗi chuyển electron thứ hai thông qua protein ferredoxin (Fd). (Chuỗi này không tạo gradient proton và do đó không tổng hợp ATP)
- ⑧ Enzyme NADP⁺ reductase xúc tác sự chuyển electron từ Fd đến NADP⁺. Cần hai electron để khử nó thành NADPH. Phân tử này ở mức năng lượng cao hơn nước và electron của nó sẵn sàng hơn cho các phản ứng của chu trình Calvin so với phản ứng của nước.

Rắc rối như sơ đồ trong Hình 10.13 không làm ta khó theo dõi về các chức năng của nó. Các phản ứng sáng dùng năng lượng mặt trời để phát sinh ATP và NADPH cung cấp hoá năng và lực khử cho các phản ứng tổng hợp carbohydrate của chu trình Calvin. Các biến đổi năng lượng của electron khi chúng di chuyển thông qua các phản ứng sáng được biểu thị theo mô hình cơ học trong **Hình 10.14**



▲ Hình 10.13 Dòng electron thẳng hàng trong phản ứng sáng phát sinh ATP và NADPH như thế nào? Các mũi tên màu vàng đánh dấu dòng electron được ánh sáng hoạt hoá từ nước đến NADPH

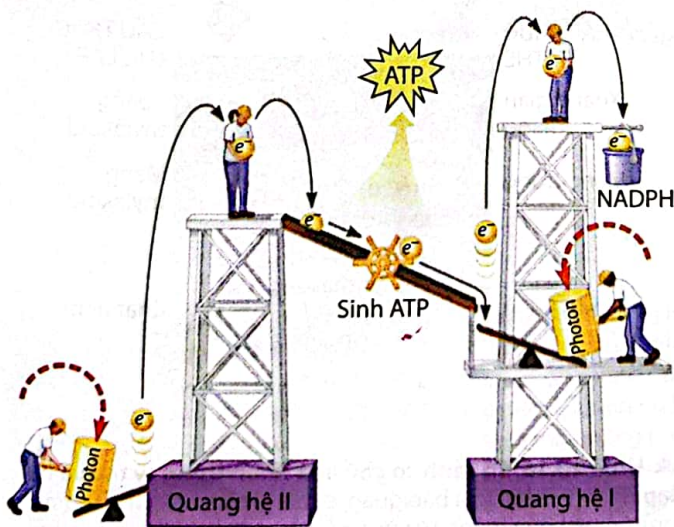


Dòng electron vòng

Trong trường hợp nhất định, electron kích hoạt có thể đi theo một con đường khác gọi dòng electron vòng dùng quang hệ I nhưng không dùng quang hệ II. Bạn có thể thấy trong Hình 10.15, trang tiếp theo, dòng electron vòng là một vòng ngắn. Electron quay vòng trở lại từ ferredoxin (Fd) đến phức hệ cytochrome và từ đây tiếp tục đến chlorophyll P700 trong phức hệ trung tâm phản ứng của PSI. Không tạo ra NADPH và không giải phóng oxygen. Song, dòng electron vòng phát sinh ATP.

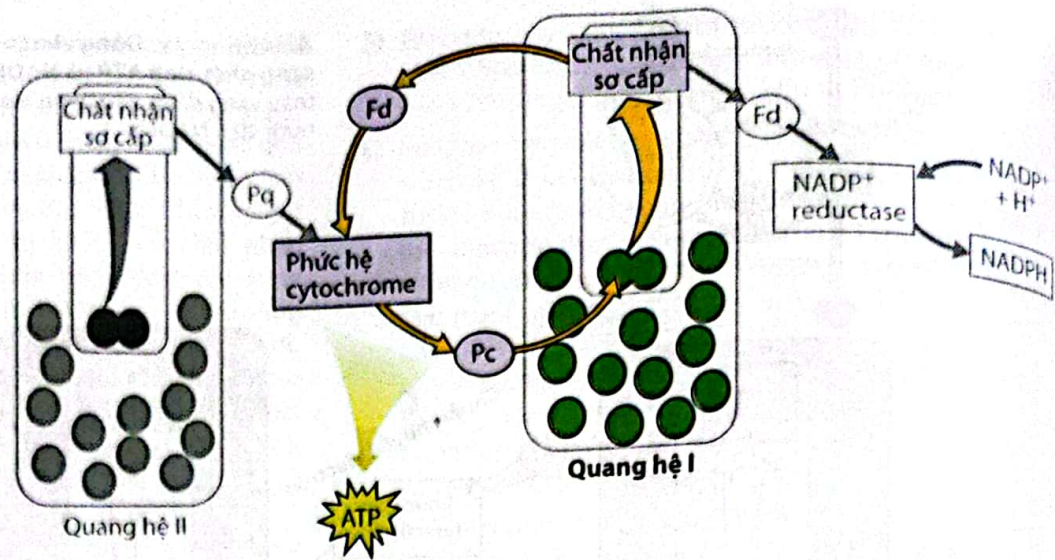
Một số nhóm vi khuẩn quang hợp đang tồn tại hiện nay có quang hệ I nhưng không có quang hệ II. Đối với các loại bao gồm vi khuẩn lưu huỳnh tía (xem Hình 10.2e) thì dòng electron vòng là biện pháp duy nhất để phát sinh ATP trong quang hợp. Nhà sinh học tiến hoá cho rằng nhóm vi khuẩn này là hậu thế của vi khuẩn trong đó quang hợp đã tiến hoá đầu tiên trong dạng tương tự với dòng electron vòng.

Dòng electron vòng có thể cũng tồn tại trong các loài quang hợp có cả hai quang hệ, bao gồm cả một số tế bào nhân sơ như khuẩn lam trong Hình 10.2d cũng như trong loài quang hợp tế bào nhân thực. Mặc dù quá trình có thể là một đồ thừa tiến hoá để lại, nhưng rõ ràng ít ra nó đóng một vai trò có lợi cho các cơ thể này. Các cây đột biến không thể thực hiện dòng electron vòng lại có khả



▲ Hình 10.14 Mô hình cơ học minh hoạ các phản ứng sáng.

► **Hình 10.15 Dòng electron vòng.** Các electron kích hoạt từ PS I đôi khi đổi hướng ngược từ ferredoxin (Fd) đến chlorophyll thông qua phức hệ cytochrome và plastocyanin (Pc). Electron này bổ sung cung cấp ATP (thông qua hoá thẩm) nhưng không tạo NADPH. Chúng tôi vẽ "bóng mờ" của dòng electron thẳng hàng trong sơ đồ để làm nổi bật con đường vòng. Hai phần tử ferredoxin có trong sơ đồ này thực sự là một và cùng một phần tử - chất mang electron cuối cùng trong chuỗi chuyển electron của PS I.



năng sinh trưởng tốt trong ánh sáng yếu, nhưng không sinh trưởng tốt nơi có ánh sáng mạnh. Đó là bằng chứng cho ý tưởng cho rằng dòng electron vòng có thể có chức năng quang bảo vệ, bảo vệ tế bào khỏi tổn thương do cảm ứng ánh sáng. Về sau, bạn sẽ biết nhiều hơn về dòng electron vòng khi nó có liên quan với sự thích nghi riêng của quang hợp (thực vật C_4 , xem Khái niệm 10.4).

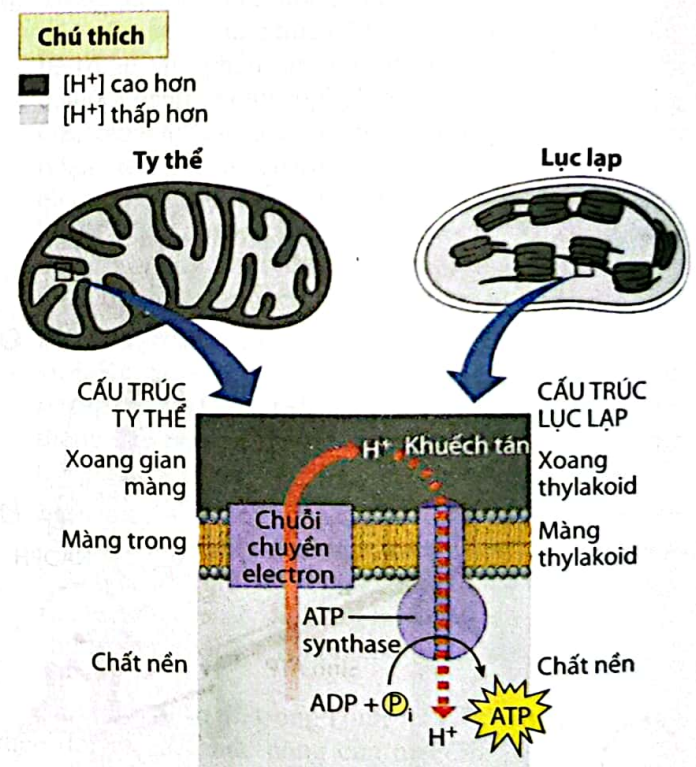
Sự tổng hợp ATP được thúc đẩy nhờ dòng electron thẳng hàng hoặc dòng electron vòng thì cơ chế thực là giống nhau. Trước khi chúng ta chuyển đến xem xét chu trình Calvin, hãy xem xét khái quát lại cơ chế hoá thẩm – quá trình sử dụng màng để liên kết các phản ứng oxy hoá khử với sự tổng hợp ATP.

So sánh cơ chế hoá thẩm trong lục lạp và ty thể

Lục lạp và ty thể đều phát sinh ATP theo cơ chế cơ bản giống nhau: hoá thẩm. Chuỗi electron được lắp ráp trong màng bơm proton qua màng khi electron được truyền qua một loạt các chất mang có độ âm điện tăng dần. Theo cách này, các chuỗi chuyển electron biến đổi năng lượng oxy hoá khử thành lực vận động proton- thế năng được bảo toàn dưới dạng một gradient H^+ qua màng. Được gắn vào cùng màng là phức hệ ATP synthase có chức năng liên kết sự khuếch tán của các ion hydrogen xuôi theo gradient đến phosphoryl hoá ADP. Một số các chất mang electron bao gồm các protein chứa sắt gọi là cytochrome rất giống nhau trong lục lạp và ty thể. Các phức hệ ATP synthase của hai bào quan cũng rất giống nhau. Nhưng có những khác nhau đáng chú ý giữa phosphoryl hoá oxy hoá trong ty thể và quang phosphoryl hoá trong lục lạp. Trong ty thể, các electron cao năng chuyển vào chuỗi chuyển electron được chiết rút từ các phân tử hữu cơ (và do đó bị oxy hoá) trong khi ở lục lạp, nguồn electron là nước. Lục lạp không cần phân tử từ thức ăn để tổng hợp ATP; quang hệ lục lạp hấp thụ năng lượng ánh sáng và dùng nó để thúc đẩy electron từ nước đến đỉnh của chuỗi

dẫn truyền. Nói một cách khác, ty thể dùng cơ chế hoá thẩm để truyền hoá năng từ các phân tử thức ăn thành ATP, trong khi đó lục lạp biến đổi năng lượng ánh sáng thành hoá năng trong ATP.

Mặc dù tổ chức không gian của cơ chế hoá thẩm có khác nhau nhỏ giữa lục lạp và ty thể nhưng dễ thấy sự giống nhau trong hai cơ chế (**Hình 10.16**). Màng trong

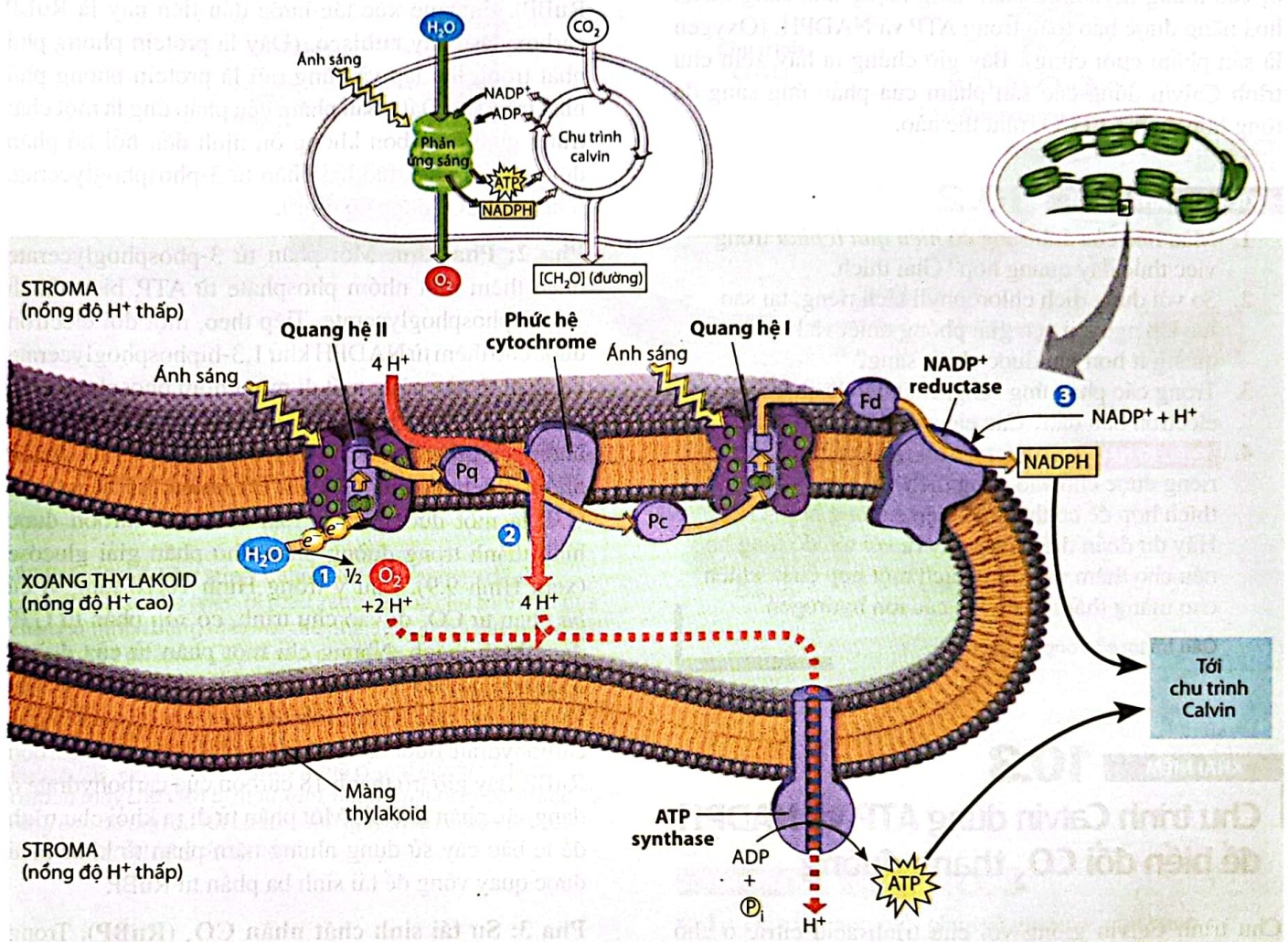


▲ **Hình 10.16 So sánh cơ chế hoá thẩm trong ty thể và lục lạp.** Trong cả hai loại bào quan, chuỗi chuyển electron bơm proton (H^+) qua màng từ vùng có nồng độ H^+ thấp (màu xám sáng trong sơ đồ này) đến một vùng có nồng độ H^+ cao (màu xám tối). Sau đó proton khuếch tán trở lại qua màng thông qua ATP synthase, thúc đẩy tổng hợp ATP.

ty thể bơm proton từ stroma ty thể ra ngoài đi vào xoang gian màng mà về sau làm kho chứa ion hydrogen. Màng thylakoid của lục lạp bơm proton từ stroma vào xoang thylakoid (phần bên trong của thylakoid) có chức năng như là kho chứa H^+ . Nếu bạn hình dung mào trong ty thể (cristae) nhô ra khỏi màng trong thì điều này có thể giúp bạn thấy xoang thylakoid và xoang gian màng là các không gian có thể so sánh trong hai bào quan, trong khi đó stroma ty thể giống với stroma lục lạp như thế nào. Trong ty thể, proton khuếch tán xuôi theo gradient nồng độ từ xoang gian màng thông qua ATP synthase đến stroma, thúc đẩy tổng hợp ATP. Trong lục lạp, ATP được tổng hợp khi các ion hydrogen khuếch tán từ xoang thylakoid

quay lại stroma thông qua phức hệ ATP synthase có các núm xúc tác nằm trên phía stroma của màng. Do đó, ATP hình thành trong stroma, ở đó nó được sử dụng để hỗ trợ thúc đẩy tổng hợp đường trong chu trình Calvin (**Hình 10.17**).

Gradient proton (H^+) hay gradient pH xuyên qua màng thylakoid là quan trọng. Khi lục lạp trong một hệ thí nghiệm được chiếu sáng, pH trong xoang thylakoid giảm xuống khoảng 5 (nồng độ H^+ tăng lên) và pH trong stroma tăng lên đến khoảng 8 (nồng độ H^+ giảm). Gradient bằng ba đơn vị pH tương ứng với một nghìn lần chênh lệch về nồng độ H^+ . Nếu trong phòng thí nghiệm tắt ánh sáng đi thì chênh lệch (gradient) pH không còn, nhưng sự chênh



▲ **Hình 10.17 Các phản ứng sáng và cơ chế hoá thẩm: Tổ chức của màng thylakoid.** Sơ đồ biểu thị mô hình đang dùng về tổ chức của màng thylakoid. Mũi tên màu vàng đánh dấu dòng electron thẳng hàng được vẽ phác hoạ trong Hình 10.13. Khi electron chuyển từ chất mang này đến chất mang tiếp theo trong các phản ứng oxy hoá khử, ion hydrogen bị loại khỏi stroma được giữ lại trong xoang thylakoid, bảo toàn năng

lượng dưới dạng lực vận động proton (gradient H^+). Ít nhất có ba bước trong phản ứng sáng đóng góp cho gradient proton: ❶ quang hệ II phân ly nước trên mặt màng phía xoang thylakoid. ❷ Khi plastoquinone (Pq) chất mang di động chuyển electron đến phức hệ cytochrome, bốn proton được chuyển qua màng vào xoang thylakoid; và ❸ ion hydrogen bị loại khỏi stroma khi $NADP^+$ chiếm lấy nó. Như trong Hình 10.16, lưu

ý rằng các ion hydrogen được bơm như thế nào từ stroma vào xoang thylakoid. Sự khuếch tán của H^+ từ xoang thylakoid quay lại stroma (theo gradient nồng độ H^+) có vai trò cung cấp năng lượng cho ATP synthase. Các phản ứng được ánh sáng khởi động này bảo toàn hoá năng trong NADPH và ATP, mà làm con thoi chuyển năng lượng cho chu trình Calvin tạo carbohydrate.

lệch có thể nhanh chóng được phục hồi khi bật trở lại ánh sáng. Các thí nghiệm, ví dụ như thí nghiệm này, đã bổ sung bằng chứng rõ ràng cho mô hình hoá thẫm.

Dựa vào các nghiên cứu trong một số phòng thí nghiệm, Hình 10.17 biểu thị một mô hình hiện thời về tổ chức của “bộ máy” phản ứng sáng bên trong màng thylakoid. Mỗi phân tử và mỗi phức hệ phân tử trong hình có nhiều bản sao trong mỗi thylakoid. Lưu ý rằng NADPH cũng như ATP được tạo ra trên mặt màng phía stroma, ở đó xảy ra các phản ứng của chu trình Calvin.

Chúng ta hãy tóm tắt các phản ứng sáng. Dòng electron đẩy các electron khỏi nước, tại đó chúng ở trạng thái thế năng thấp, cuối cùng đến NADPH, ở đó chúng được bảo toàn ở trạng thái thế năng cao. Dòng electron được ánh sáng hoạt hoá cũng phát sinh ATP. Do đó, hệ thống thiết bị của màng thylakoid biến năng lượng ánh sáng thành hoá năng được bảo toàn trong ATP và NADPH. (Oxygen là sản phẩm cuối cùng). Bây giờ chúng ta hãy xem chu trình Calvin dùng các sản phẩm của phản ứng sáng để tổng hợp đường từ CO_2 như thế nào.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 10.2

1. Màu nào của ánh sáng có hiệu quả ít nhất trong việc thúc đẩy quang hợp? Giải thích.
2. So với dung dịch chlorophyll tách riêng, tại sao lục lạp nguyên vẹn giải phóng nhiệt và huỳnh quang ít hơn khi được chiếu sáng?
3. Trong các phản ứng sáng, chất nào là chất cho electron ban đầu? Các electron kết cuộc ở đâu?
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Trong một thí nghiệm, lục lạp tách riêng được cho vào dung dịch với các thành phần thích hợp để có thể thực hiện sự tổng hợp ATP. Hãy dự đoán điều gì sẽ xảy ra với tốc độ tổng hợp nếu cho thêm vào dung dịch một hợp chất khiến cho màng thẫm tự do với các ion hydrogen.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

10.3

Chu trình Calvin dùng ATP và NADPH để biến đổi CO_2 thành đường

Chu trình Calvin giống với chu trình acid citric ở chỗ nguyên liệu khởi đầu được tái sinh sau khi phân tử đi vào và rời khỏi chu trình. Song, trong khi chu trình acid citric là dị hoá tức là oxy hoá glucose và dùng năng lượng để tổng hợp ATP thì chu trình Calvin là đồng hoá, tức tổng hợp carbohydrate từ các phân tử nhỏ hơn và tiêu thụ năng lượng. Carbon đi vào chu trình Calvin dưới dạng CO_2 và rời chu trình dưới dạng đường. Chu trình tiêu thụ ATP như là nguồn năng lượng và tiêu thụ NADPH như là lực khử để chuyển các electron cao năng cho việc tổng hợp đường.

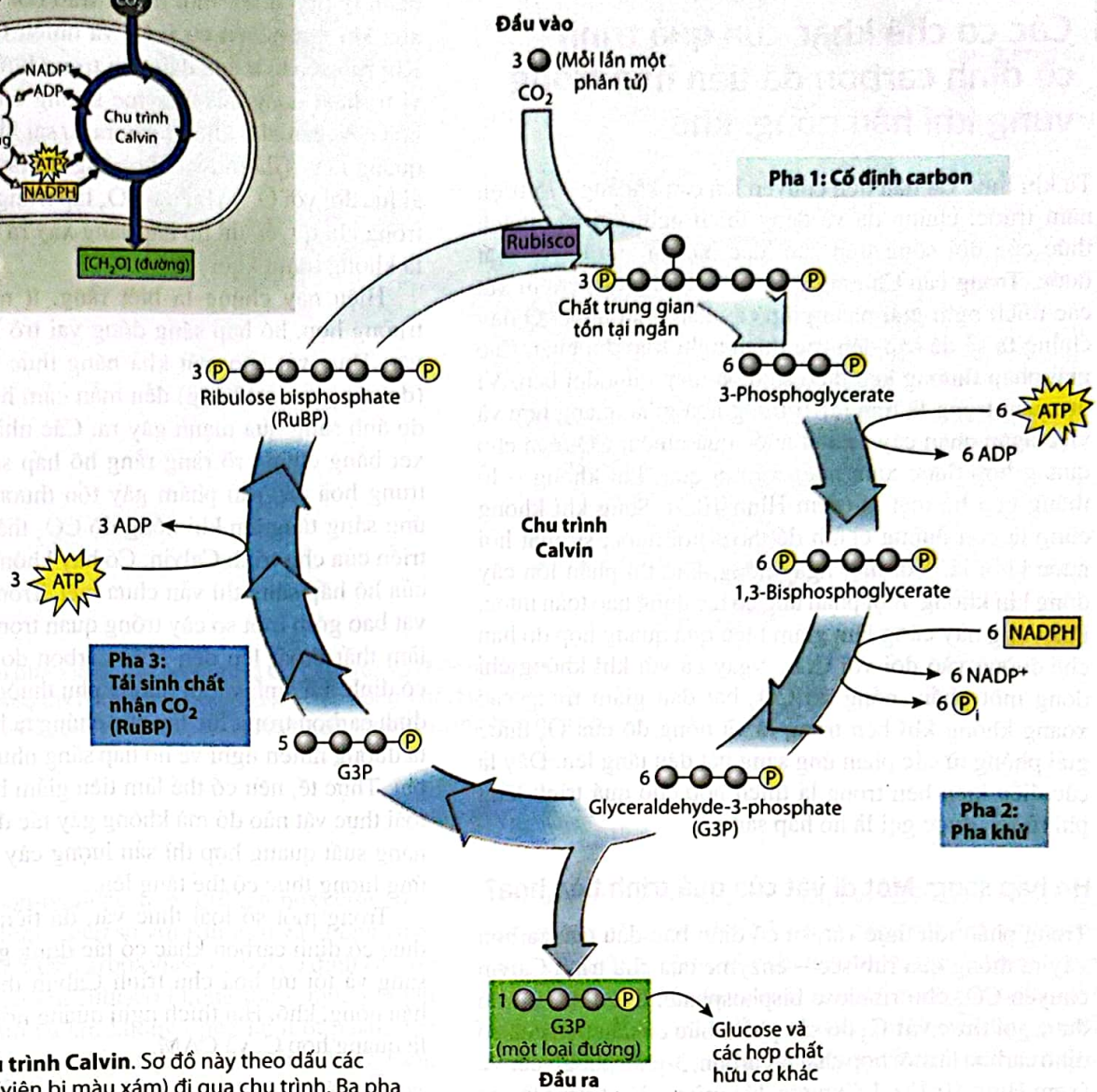
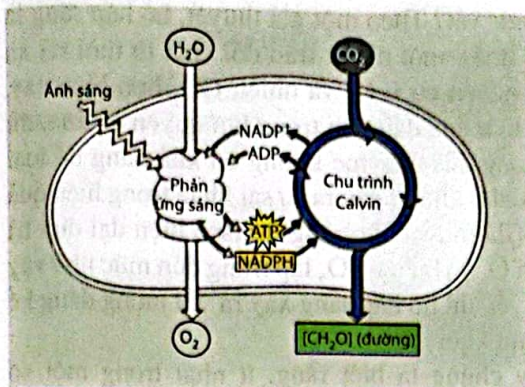
Như chúng ta đã nêu lên trước đây, carbohydrate được tạo ra trực tiếp từ chu trình Calvin thực sự không phải là glucose mà là một đường 3-carbon, và tên của đường này là **glyceraldehyde-3-phosphate (G3P)**. Để tổng hợp thực một phân tử G3P thì chu trình phải xảy ra ba lần, để cố định ba phân tử CO_2 . (Nên nhớ rằng sự cố định carbon muốn nói đến sự kết hợp CO_2 ban đầu thành chất hữu cơ). Khi chúng ta đánh dấu các bước của chu trình, nên nhớ rằng chúng ta đang dõi theo ba phân tử CO_2 thông qua các phản ứng. **Hình 10.18** chia chu trình Calvin thành ba pha: pha cố định carbon, pha khử và pha tái sinh chất nhận CO_2 :

Pha 1: Cố định carbon. Chu trình Calvin cố định mỗi lần một phân tử CO_2 bằng cách gắn nó vào đường 5-carbon mang tên ribulose biphosphate (viết tắt RuBP). Enzyme xúc tác bước đầu tiên này là RuBP carboxylase hay **rubisco**. (Đây là protein phong phú nhất trong lục lạp và cũng nói là protein phong phú nhất trên Trái Đất). Sản phẩm của phản ứng là một chất trung gian 6-carbon không ổn định đến nỗi nó phân đôi ngay lập tức, tạo hai phân tử 3-phosphoglycerate (cho mỗi CO_2 được cố định).

Pha 2: Pha khử. Mỗi phân tử 3-phosphoglycerate nhận thêm một nhóm phosphate từ ATP, biến thành 1,3-bisphosphoglycerate. Tiếp theo, một đôi electron được cho thêm từ NADPH khử 1,3-bisphosphoglycerate và phân tử này cũng mất đi một nhóm phosphate biến thành G3P. Đặc biệt, các electron từ NADPH khử nhóm carboxyl trên 1,3-bisphosphoglycerate thành nhóm aldehyde của G3P dự trữ nhiều thế năng hơn. G3P là một đường cùng loại đường 3-carbon được hình thành trong đường phân nhờ phân giải glucose (xem Hình 9.9). Lưu ý trong Hình 10.18 rằng vì cứ ba phân tử CO_2 đi vào chu trình, có sáu phân tử G3P được hình thành. Nhưng chỉ một phân tử của đường 3-carbon này có thể được tính như là một số thực thu về carbohydrate. Chu trình bắt đầu với 15 carbon của carbohydrate dưới dạng ba phân tử đường năm carbon RuBP. Bây giờ trở thành 18 carbon của carbohydrate ở dạng sáu phân tử G3P. Một phân tử đi ra khỏi chu trình để tế bào cây sử dụng nhưng năm phân tử khác phải được quay vòng để tái sinh ba phân tử RuBP.

Pha 3: Sự tái sinh chất nhận CO_2 (RuBP). Trong một loạt phản ứng phức tạp, các bộ khung carbon của năm phân tử G3P được sắp xếp lại theo các bước cuối cùng của chu trình Calvin thành ba phân tử RuBP. Để hoàn thành loạt phản ứng này, chu trình chi tiêu hơn ba phân tử ATP. Lúc này RuBP chuẩn bị nhận trở lại CO_2 và chu trình tiếp tục.

Để tổng hợp thực một phân tử G3P chu trình Calvin tiêu thụ 9 phân tử ATP và 6 phân tử NADPH. Các phản ứng sáng tái sinh ATP và NADPH. G3P quay vòng từ chu



▲ Hình 10.18 Chu trình Calvin. Sơ đồ này theo dấu các nguyên tử carbon (viên bi màu xám) đi qua chu trình. Ba pha của chu trình tương ứng với các pha được trình bày trong bài. Bởi vì cứ ba phân tử CO_2 đi vào chu trình, hiệu suất thực là một phân tử glyceraldehyde-3-phosphate (G3P), một đường 3-carbon. Phản ứng sáng duy trì chu trình Calvin nhờ tái sinh ATP và NADPH.

HÃY VẼ Vẽ lại chu trình này dùng chữ số để chỉ số lượng carbon thay cho viên bi màu xám, nhân lên mỗi bước để bảo đảm rằng bạn đã tính đủ tất cả carbon. Nguyên tử carbon đi vào và rời khỏi chu trình trong dạng nào?

trình Calvin trở thành nguyên liệu khởi đầu cho các con đường chuyển hoá tổng hợp các hợp chất hữu cơ khác bao gồm glucose và các carbohydrate khác. Chỉ có phản ứng sáng cũng như chỉ riêng chu trình Calvin không thể tạo đường từ CO_2 . Quang hợp là một đặc tính nổi trội của lục lạp nguyên vẹn do phối hợp hai giai đoạn của quá trình quang hợp.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

10.3

- Để tổng hợp một phân tử glucose, chu trình Calvin dùng _____ phân tử CO_2 , _____ phân tử ATP, và _____ phân tử NADPH.
- Giải thích tại sao số lượng lớn phân tử ATP và NADPH được sử dụng trong chu trình Calvin khiến glucose được đánh giá là nguồn năng lượng có giá trị cao.
- ĐIỀU GÌ NẾU?** Giải thích tại sao chất độc ức chế một enzyme của chu trình Calvin cũng sẽ ức chế các phản ứng sáng.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Các cơ chế khác của quá trình cố định carbon đã tiến hoá trong vùng khí hậu nóng, khô

Từ khi thực vật đầu tiên chuyển lên cạn khoảng 475 triệu năm trước, chúng đã và đang thích nghi với các thách thức của đời sống trên cạn, đặc biệt là vấn đề về mất nước. Trong các Chương 29 và 36, chúng ta sẽ xem xét các thích nghi giải phẫu giúp cây bảo toàn nước. Ở đây chúng ta sẽ đề cập đến các thích nghi trao đổi chất. Các giải pháp thường kéo theo sự thỏa hiệp giữa đôi bên. Ví dụ quan trọng là trạng thái trung hoà giữa quang hợp và việc ngăn chặn cây bị mất nước quá nhiều. CO_2 cần cho quang hợp được xâm nhập vào lá qua khí khổng – lỗ thông qua bề mặt lá (xem Hình 10.3). Song khí khổng cũng là con đường chính để thoát hơi nước, sự mất hơi nước khỏi lá. Với một ngày nóng, khô thì phần lớn cây đóng khí khổng, một phản ứng có tác dụng bảo toàn nước. Phản ứng này cũng làm giảm hiệu quả quang hợp do hạn chế đường vào đối với CO_2 . Ngay cả với khí khổng chỉ đóng một phần, nồng độ CO_2 bắt đầu giảm trong các xoang không khí bên trong lá và nồng độ của O_2 được giải phóng từ các phản ứng sáng bắt đầu tăng lên. Đây là các điều kiện bên trong lá thích hợp cho quá trình lãng phí rõ rệt, được gọi là hô hấp sáng.

Hô hấp sáng: Một di vật của quá trình tiến hoá?

Trong phần lớn thực vật, sự cố định ban đầu của carbon xảy ra thông qua rubisco – enzyme của chu trình Calvin chuyển CO_2 cho ribulose biphosphate. Các thực vật đó được gọi thực vật C_3 do sản phẩm hữu cơ đầu tiên của cố định carbon là một hợp chất 3-carbon, 3-phosphoglycerate (xem Hình 10.18). Lúa nước, lúa mì và đậu tương là các thực vật C_3 có vai trò quan trọng trong nông nghiệp. Khi khí khổng của các thực vật này đóng lại một phần trong ngày nóng, khô, cây C_3 tạo ít đường hơn do mức CO_2 giảm trong lá làm cho chu trình Calvin thiếu nguyên liệu. Hơn nữa, rubisco có thể liên kết với O_2 ở vị trí thường liên kết với CO_2 . Khi CO_2 trở nên khan hiếm bên trong các xoang không khí của lá, rubisco chuyển O_2 cho chu trình Calvin thay vì CO_2 . Sản phẩm bị phân tách và một hợp chất 2-carbon rời khỏi lục lạp. Các peroxisome và mitochondria sắp xếp lại và phân tách hợp chất này, giải phóng CO_2 . Quá trình mang tên hô hấp sáng bởi vì nó xảy ra ngoài sáng và tiêu thụ O_2 và sản sinh ra CO_2 (hô hấp). Song, không như hô hấp tế bào bình thường, hô hấp sáng không phát sinh ATP, thực tế hô hấp sáng tiêu thụ ATP. Và không giống quang hợp, hô hấp sáng không tạo đường. Thực tế, hô hấp sáng làm giảm hiệu suất quang hợp do rút nguyên liệu hữu cơ khỏi chu trình Calvin và giải phóng CO_2 mà đáng ra chúng phải được cố định thành đường.

Chúng ta có thể giải thích như thế nào về sự tồn tại của quá trình chuyển hoá mà hình như là hiệu quả ngược

lại đối với thực vật? Theo một giả thuyết, hô hấp sáng là hành lý tiến hoá – một di vật trao đổi chất từ thời rất xa xưa khi khí quyển có ít O_2 và nhiều CO_2 hơn hiện nay. Khi rubisco tiến hoá đầu tiên trong khí quyển cổ xưa, thì vị trí hoạt động của enzyme không có khả năng để loại bỏ O_2 sẽ gần như không gây ra sự sai khác trong hiệu quả quang hợp. Giả thuyết cho rằng rubisco hiện đại duy trì ái lực đối với O_2 và hiện tại O_2 tập trung đến mức như vậy trong khí quyển thì hô hấp sáng xảy ra với lượng đáng kể là không tránh khỏi.

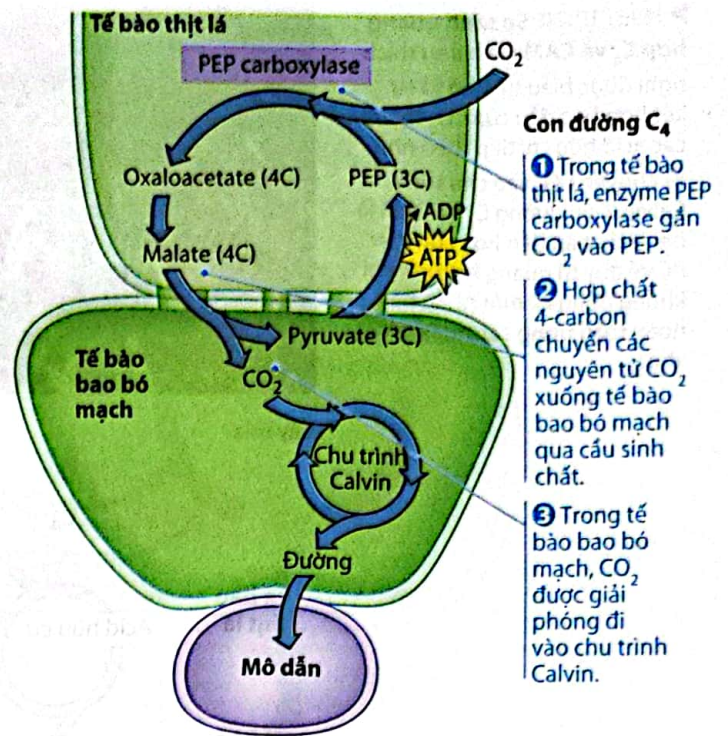
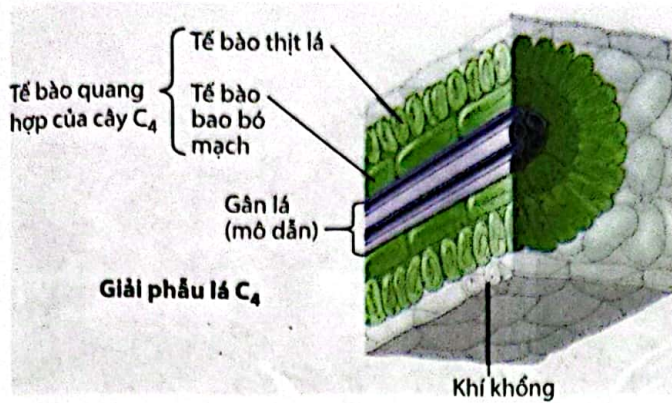
Hiện nay chúng ta biết rằng, ít nhất trong một số trường hợp, hô hấp sáng đóng vai trò bảo vệ trong thực vật. Thực vật nào mất khả năng thực hiện hô hấp sáng (do các gene sai hỏng) đều mẫn cảm hơn với tổn thương do ánh sáng quá mạnh gây ra. Các nhà nghiên cứu xem xét bằng chứng rõ ràng rằng hô hấp sáng hoạt động để trung hoà các sản phẩm gây tổn thương khác của phản ứng sáng tăng lên khi nồng độ CO_2 thấp hạn chế sự tiến triển của chu trình Calvin. Có hay không các lợi ích khác của hô hấp sáng thì vẫn chưa biết. Trong nhiều loài thực vật bao gồm một số cây trồng quan trọng thì hô hấp sáng làm thất thoát lên đến 50% carbon do chu trình Calvin cố định. Là sinh vật dị dưỡng phụ thuộc vào quá trình cố định carbon trong lục lạp cho chúng ta lương thực, chúng ta đương nhiên nghĩ về hô hấp sáng như là quá trình lãng phí. Thực tế, nếu có thể làm tiêu giảm hô hấp sáng trong loài thực vật nào đó mà không gây tác động nào khác lên năng suất quang hợp thì sản lượng cây trồng và sự cung ứng lương thực có thể tăng lên.

Trong một số loài thực vật, đã tiến hoá các phương thức cố định carbon khác có tác dụng giảm thiểu hô hấp sáng và tối ưu hoá chu trình Calvin thậm chí trong khí hậu nóng, khô. Hai thích nghi quang hợp quan trọng nhất là quang hợp C_4 và CAM.

Thực vật C_4

Thực vật C_4 được mang tên như vậy bởi vì chúng mở đầu chu trình Calvin bằng phương thức cố định carbon khác giúp hình thành nên hợp chất 4-carbon như là sản phẩm đầu tiên. Có khoảng vài nghìn loài trong ít nhất 19 họ thực vật sử dụng con đường C_4 . Trong số các thực vật C_4 quan trọng cho nông nghiệp là mía và ngô, các thành viên của họ cây hoà thảo.

Giải phẫu lá độc đáo phù hợp với cơ chế của quang hợp C_4 (Hình 10.19; so với Hình 10.3). Trong các thực vật C_4 , có hai loại tế bào quang hợp riêng biệt: tế bào bao bó mạch và tế bào thịt lá. Tế bào bao bó mạch sắp xếp thành các bao bó khí xung quanh các gân lá. Ở giữa bao bó mạch và bề mặt lá là các tế bào thịt lá sắp xếp lỏng lẻo hơn. Chu trình Calvin chỉ hạn chế trong lục lạp của tế bào bao bó mạch. Song, chu trình được tiến hành trước nhờ kết hợp CO_2 thành hợp chất hữu cơ trong tế bào thịt lá (xem các bước được ghi số trong Hình 10.19). ❶ Bước đầu tiên được thực hiện nhờ enzyme chỉ có trong tế bào thịt lá gọi là PEP carboxylase. Enzyme này bổ sung CO_2 cho phosphoenolpyruvate (PEP), hình thành



▲ **Hình 10.19** Giải phẫu lá C_4 và con đường C_4 . Cấu trúc và chức năng sinh hoá của lá thực vật C_4 là sự thích nghi tiến hoá cho khí hậu nóng, khô. Sự thích nghi này duy trì nồng độ CO_2 cao trong bao bó mạch thuận lợi cho quang hợp hơn hô hấp sáng.

sản phẩm 4-carbon-oxaloacetate. PEP carboxylase có ái lực với CO_2 cao hơn nhiều so với Rubisco và không có ái lực với O_2 . Do đó, PEP carboxylase có thể cố định carbon một cách hiệu quả khi rubisco không thể – nghĩa là khi thời tiết nóng, khô và khí khổng đóng lại một phần, làm cho nồng độ CO_2 trong lá tụt giảm còn nồng độ O_2 tăng lên. ② Sau khi thực vật C_4 cố định carbon từ CO_2 , tế bào thịt lá xuất các sản phẩm 4-carbon (malate trong ví dụ ở Hình 10.19) cho tế bào bao bó mạch qua cầu sinh chất (xem Hình 6.31). ③ Bên trong tế bào bao bó mạch, các hợp chất 4-carbon giải phóng CO_2 để tái đồng hoá thành nguyên liệu hữu cơ nhờ rubisco và chu trình Calvin. Sau khi giải phóng CO_2 , mảnh 3-carbon còn lại được dùng để tái sinh pyruvate và được chuyển cho tế bào thịt lá. Ở đây, ATP được sử dụng để biến pyruvate thành PEP, cho phép chu trình phản ứng tiếp tục. Có thể xem ATP này như là “cái giá” của sự tập trung nồng độ CO_2 cao trong các tế bào bao bó mạch. Để phát sinh ATP phụ trội này, tế bào bao bó mạch tiến hành dòng electron vòng, quá trình đã trình bày trước trong chương này (xem Hình 10.15). Thực tế, các tế bào này chứa PS I nhưng không chứa PS II, như vậy dòng electron vòng là phương thức quang hợp duy nhất để phát sinh ATP.

Thực tế, tế bào thịt lá của cây C_4 bơm CO_2 vào bao bó mạch, duy trì nồng độ CO_2 trong tế bào bao bó đủ cao để rubisco liên kết carbon dioxide hơn là oxygen. Loạt phản ứng vòng kéo theo PEP carboxylase và sự tái sinh của PEP có thể được xem như một cái bơm CO_2 (bơm

làm tăng nồng độ CO_2) cần tiêu tốn ATP. Theo cách này, quang hợp C_4 giảm thiểu hô hấp sáng và tăng cường sự sản xuất đường. Sự thích nghi này có ưu thế đặc biệt trong vùng nóng với ánh sáng mặt trời có cường độ cao, nên khí khổng đóng lại một phần trong ngày và trong môi trường đó thực vật C_4 đã tiến hoá và thịnh hành cho đến ngày nay.

Thực vật CAM

Một kiểu thích nghi quang hợp thứ hai đối với điều kiện khô đã tiến hoá ở nhiều loài thực vật mọng nước, nhiều loại xương rồng, dứa, các đại diện của một số họ thực vật khác. Thực vật này mở khí khổng trong đêm và đóng khí khổng ban ngày, trái ngược của các thực vật khác. Khí khổng đóng ban ngày giúp cây sa mạc bảo toàn nước, nhưng nó cũng ngăn chặn CO_2 thâm nhập vào lá. Khi khí khổng mở ban đêm, thực vật hấp thụ CO_2 và kết hợp nó thành acid hữu cơ. Phương thức cố định carbon này được gọi là sự chuyển hoá acid cây mọng nước, hoặc CAM theo tên họ thực vật Crassulaceae, cây mọng nước ở đó quá trình này được phát hiện đầu tiên. Tế bào thịt lá của thực vật CAM dự trữ acid hữu cơ mà chúng tạo ra ban đêm, trong các không bào cho đến buổi sáng khi khí khổng đóng lại. Trong ngày, khi phản ứng sáng có thể cung cấp ATP và NADPH cho chu trình Calvin, CO_2 được giải phóng từ acid hữu cơ tạo được lúc đêm trước khi kết hợp thành đường trong lục lạp.

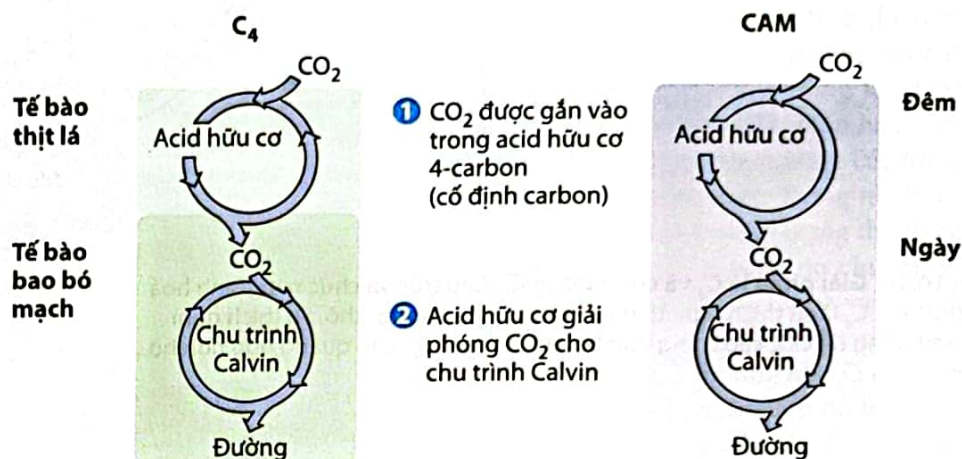
► **Hình 10.20 So sánh quang hợp C_4 và CAM.** Cả hai sự thích nghi được biểu thị nhờ ❶ sự kết hợp ban đầu của CO_2 thành các acid hữu cơ, tiếp theo nhờ ❷ chuyển CO_2 vào chu trình Calvin. Con đường C_4 và CAM là hai giải pháp tiến hoá cho vấn đề về duy trì quang hợp với khí khổng đóng lại một phần hay hoàn toàn trong các ngày nóng, khô.



Cây mía



Cây dứa



Lưu ý trong **Hình 10.20**, con đường CAM giống với con đường C_4 ở chỗ, carbon dioxide được kết hợp đầu tiên thành các chất trung gian hữu cơ trước khi nó xâm nhập vào chu trình Calvin. Sự khác nhau là ở chỗ trong thực vật C_4 , các bước ban đầu của cố định carbon tách biệt về mặt cấu trúc với chu trình Calvin, trong khi đó ở thực vật CAM, hai bước xảy ra ở thời gian khác nhau bên trong cùng loại tế bào. (Nên nhớ rằng thực vật CAM, C_4 và C_3 cuối cùng tất cả đều sử dụng chu trình Calvin để tổng hợp đường từ carbon dioxide).

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 10.4

1. Giải thích tại sao hô hấp sáng ở thực vật lại làm giảm hiệu quả quang hợp.
2. Trong tế bào bao bó mạch của thực vật C_4 chỉ có PSI (không có PSII) có tác động lên nồng độ O_2 . Tác động đó là gì và thực vật đó có thể có lợi như thế nào?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Một vùng khí hậu bị biến đổi trở nên nóng và khô hơn nhiều thì bạn kỳ vọng tỷ lệ của các loài C_3 so với các loài C_4 và CAM sẽ thay đổi như thế nào?

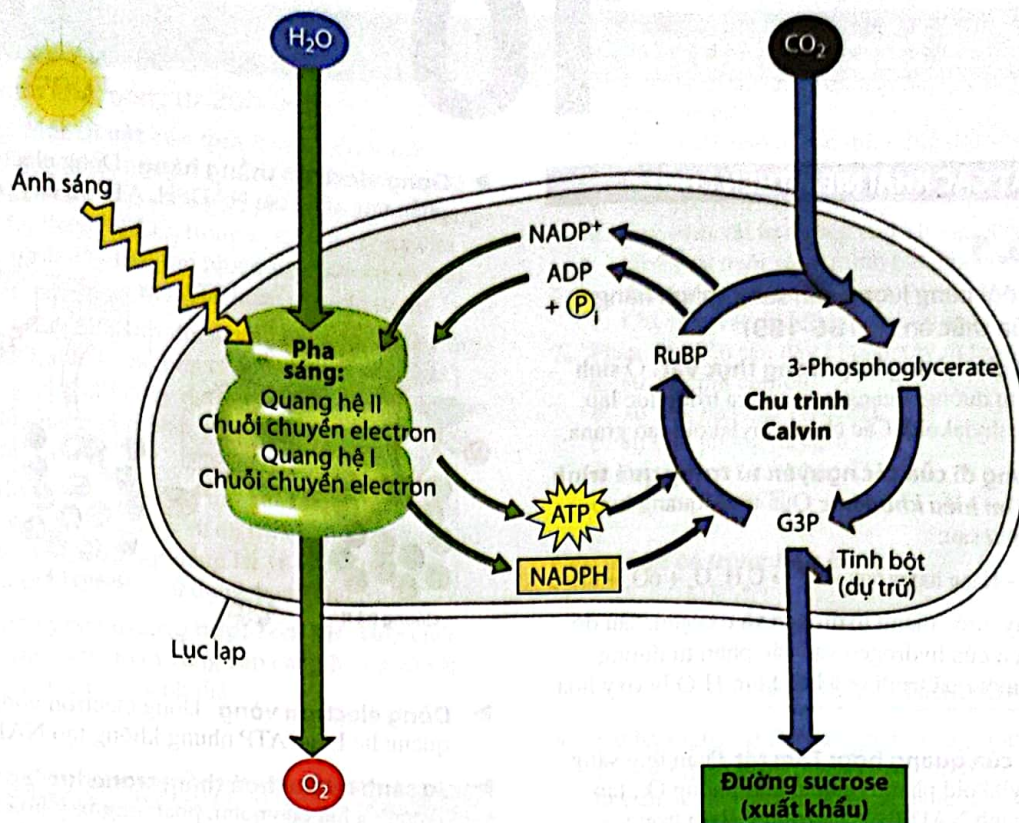
Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Tầm quan trọng của quang hợp: Tóm tắt

Trong chương này, chúng ta đã theo dõi quang hợp từ photon đến thức ăn. Phản ứng sáng hấp thụ năng lượng mặt trời để tạo ATP và chuyển electron từ nước đến $NADP^+$, tổng hợp NADPH. Chu trình Calvin dùng ATP và NADPH để sản xuất đường từ carbon dioxide. Năng lượng xâm nhập vào lục lạp khi ánh sáng mặt trời được bảo toàn dưới dạng hoá năng trong các hợp chất hữu cơ. Xem **Hình 10.21** khái quát về toàn bộ quá trình quang hợp.

Số phận các sản phẩm quang hợp sẽ như thế nào? Đường được tạo ra trong lục lạp cung cấp cho toàn cây năng lượng dưới dạng hoá năng và khung carbon để tổng hợp toàn bộ các phân tử hữu cơ chủ yếu của tế bào thực vật. Khoảng 50% nguyên liệu hữu cơ do quang hợp tạo ra được tiêu thụ như là nhiên liệu cho hô hấp tế bào trong ty thể của tế bào thực vật. Đôi khi sản phẩm của quang hợp cũng bị mất đi một phần do hô hấp sáng.

Theo đúng nghĩa, tế bào màu xanh lá cây là bộ phận tự dưỡng duy nhất của cây. Phần còn lại của cây phụ thuộc vào phân tử hữu cơ được xuất ra từ lá thông qua gân lá. Trong phần lớn thực vật carbohydrate được chuyển ra ngoài lá dưới dạng sucrose, một disaccharide. Sau khi đến tế bào không quang hợp, sucrose được dùng



Các phản ứng sáng:

- Được thực hiện bởi các phân tử nằm trong các màng thylakoid
- Chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học dưới dạng ATP và NADPH
- Phân ly H_2O và giải phóng O_2 vào khí quyển

Các phản ứng của chu trình Calvin:

- Xảy ra trong stroma
- Sử dụng ATP và NADPH để chuyển CO_2 thành đường G3P
- Trả lại ADP, phosphate vô cơ và $NADP^+$ cho các phản ứng sáng

▲ Hình 10.21 Tóm tắt quá trình quang hợp. Sơ đồ này nêu lên các chất phản ứng và sản phẩm chủ yếu của phản ứng sáng và chu trình Calvin khi chúng xảy ra trong lục lạp của tế bào thực vật. Toàn bộ hoạt động có định hướng phụ thuộc vào độ nguyên vẹn về cấu trúc của lục lạp và các màng của nó. Các enzyme trong lục lạp và dịch bào biến glyceraldehyde-3-phosphate (G3P), sản phẩm trực tiếp của chu trình Calvin thành nhiều hợp chất hữu cơ khác.

làm nguyên liệu cho hô hấp tế bào và một số lượng lớn các con đường đồng hoá để tổng hợp protein, lipid và các sản phẩm khác. Một lượng lớn đường dưới dạng glucose liên kết với nhau để tạo ra cellulose, đặc biệt trong các tế bào thực vật vẫn đang sinh trưởng và trưởng thành. Cellulose, hợp phần chủ yếu của thành tế bào là phân tử hữu cơ phong phú nhất trong thực vật và có thể là trên bề mặt của cả hành tinh.

Phần lớn thực vật mỗi ngày tạo ra nhiều chất hữu cơ hơn là lượng chúng cần để dùng làm nhiên liệu hô hấp và chất tiền thân cho quá trình sinh tổng hợp. Chúng dự trữ đường đôi ra dưới dạng tinh bột, dự trữ một số trong bản thân lục lạp và một số trong các tế bào dự trữ như rễ, củ, hạt và quả. Để thấy được quang hợp tạo ra các phân tử thức ăn có tầm quan trọng đến mức nào, chúng ta dễ

dàng thấy rằng phần lớn thực vật bị mất lá, rễ, thân, quả và đôi khi mất toàn cơ thể cho các sinh vật dị dưỡng kể cả con người.

Trên phạm vi toàn cầu, quang hợp là quá trình tạo ra oxygen trong khí quyển của chúng ta. Hơn nữa, ở góc độ sản xuất lương thực, năng suất chung của các lục lạp nhỏ xíu là khổng lồ: Quang hợp hằng năm tạo ra ước tính tới 160 tỷ tấn carbohydrate. Đó là một lượng chất hữu cơ tương đương với khối lượng của một chồng bao gồm khoảng 60.000 tỷ bản sao của quyển sách này -17 chồng sách như vậy đủ để xếp từ Trái Đất lên đến tận Mặt Trời! Không có quá trình hoá học nào khác trên hành tinh có thể sánh kịp về hiệu suất của quang hợp. Và không có quá trình nào là quan trọng hơn quang hợp xét ở góc độ đem lại sự thịnh vượng cho sự sống trên Trái Đất.

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 10.1

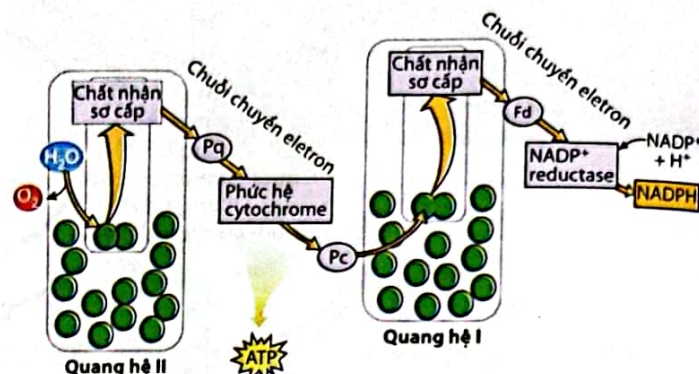
Quang hợp biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học của thức ăn (tr.186-189)

- ▶ **Lục lạp:** Vị trí của quang hợp trong thực vật. Ở sinh vật nhân thực tự dưỡng, quang hợp xảy ra trong lục lạp, bào quan chứa thylakoid. Các chồng thylakoid tạo grana.
- ▶ **Theo dõi đường đi của các nguyên tử trong quá trình quang hợp:** *Tìm hiểu khoa học* Quá trình quang hợp được tóm tắt như sau:

$$6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{O} + \text{Năng lượng ánh sáng} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$$

Lục lạp phân ly nước thành hydrogen và oxygen, sau đó gắn các electron của hydrogen vào các phân tử đường. Quang hợp là một quá trình oxy hoá khử: H_2O bị oxy hoá, CO_2 bị khử.
- ▶ **Hai giai đoạn của quang hợp:** *Tóm tắt* Phản ứng sáng trong màng thylakoid phân ly nước, giải phóng O_2 , tạo ATP và hình thành NADPH. Chu trình Calvin trong stroma tạo đường từ CO_2 , dùng ATP cho năng lượng và NADPH cho lực khử.

- ▶ **Dòng electron thẳng hàng** Dòng electron trong các phản ứng sáng tạo NADPH, ATP và oxygen:



- ▶ **Dòng electron vòng** Dòng electron vòng chỉ tận dụng quang hệ I, tạo ATP nhưng không tạo NADPH hoặc O_2 .
- ▶ **So sánh cơ chế hoá thẩm trong lục lạp và ty thể** Trong cả hai bào quan, phản ứng oxy hoá khử của chuỗi chuyển electron phát sinh một gradient H^+ qua màng. ATP synthase dùng lực vận động proton này để tạo ATP.

KHÁI NIỆM 10.2

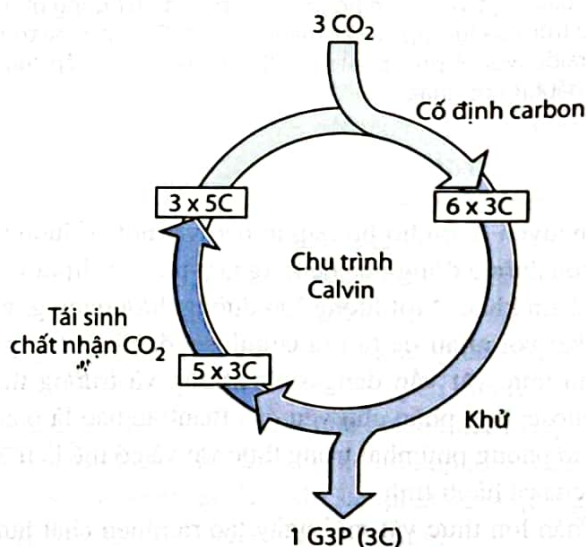
Phản ứng sáng biến đổi năng lượng mặt trời thành năng lượng hoá học của ATP và NADPH (tr.190-198)

- ▶ **Bản chất của ánh sáng mặt trời** Ánh sáng là dạng năng lượng điện từ. Màu chúng ta thấy là ánh sáng nhìn thấy bao gồm các bước sóng có tác dụng thúc đẩy quang hợp.
- ▶ **Sắc tố quang hợp: Các thụ quan ánh sáng** Sắc tố hấp thụ ánh sáng nhìn thấy với các bước sóng riêng. Chlorophyll a là sắc tố quang hợp chủ yếu trong thực vật. Các sắc tố phụ khác hấp thụ các bước sóng khác của ánh sáng và chuyển năng lượng cho chlorophyll a.
- ▶ **Ánh sáng kích hoạt chlorophyll** Sắc tố chuyển từ trạng thái nền đến trạng thái kích hoạt khi photon nâng một electron của chlorophyll đến quỹ đạo năng lượng cao hơn. Trạng thái kích hoạt này là không ổn định. Electron từ sắc tố tách riêng có khuynh hướng rơi xuống trạng thái nền, toả nhiệt hoặc phát ra ánh sáng.
- ▶ **Quang hệ: Phức hệ trung tâm phản ứng kết hợp với các phức hệ hấp thụ ánh sáng** Quang hệ gồm phức hệ trung tâm phản ứng được bao quanh bằng các phức hệ hấp thụ ánh sáng có chức năng thu gom và chuyển năng lượng của photon cho phức hệ trung tâm phản ứng. Khi một đôi phân tử chlorophyll a chuyển hoá của trung tâm phản ứng hấp thụ năng lượng, một trong các electron của chlorophyll a này được nâng lên mức năng lượng cao hơn và được chuyển cho chất nhận electron sơ cấp. Quang hệ II chứa các phân tử chlorophyll a P680 trong phức hệ trung tâm phản ứng, quang hệ I chứa phân tử P700.

KHÁI NIỆM 10.3

Chu trình Calvin dùng ATP và NADPH để biến đổi CO_2 thành đường (tr.198-199)

- ▶ Chu trình Calvin xảy ra trong stroma, dùng electron từ NADPH và năng lượng từ ATP. Một phân tử G3P rời khỏi chu trình khi ba phân tử CO_2 được cố định và biến đổi thành glucose và các phân tử hữu cơ khác.



KHÁI NIỆM 10.4

Các cơ chế khác của quá trình cố định carbon đã tiến hoá trong vùng khí hậu khô, nóng (tr.200-202)

► Hô hấp sáng: Một di vật của quá trình tiến hoá?

Trong những ngày khô, nóng, cây C_3 đóng khí khổng để tránh mất nước. Phản ứng sáng giải phóng oxygen. Trong hô hấp sáng, O_2 thay thế CO_2 trong vị trí hoạt động của rubisco. Quá trình này tiêu thụ nhiên liệu hữu cơ và giải phóng CO_2 nhưng không tạo ATP hoặc carbohydrate.

► Thực vật C_4 – Cây C_4 giảm thiểu chi phí cho hô hấp sáng nhờ kết hợp CO_2 thành các hợp chất 4- carbon trong tế bào thịt lá. Các hợp chất này được xuất vào các tế bào bao bó mạch, ở đó chúng giải phóng carbon dioxide để dùng trong chu trình Calvin.

► Thực vật CAM Thực vật CAM mở khí khổng ban đêm, gắn CO_2 vào các acid hữu cơ và dự trữ chúng trong tế bào thịt lá. Ban ngày, khí khổng đóng lại và CO_2 được giải phóng khỏi acid hữu cơ để sử dụng trong chu trình Calvin.

► Tầm quan trọng của quang hợp: Tóm tắt Hợp chất hữu cơ do quang hợp tạo ra cung cấp năng lượng và vật liệu xây dựng cho các hệ sinh thái.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

- Phản ứng sáng của quang hợp cung cấp cho chu trình Calvin
 - năng lượng ánh sáng.
 - CO_2 và ATP.
 - H_2O và NADPH.
 - ATP và NADPH.
 - đường và CO_2
- Trình tự nào sau đây biểu thị đúng dòng electron trong quang hợp?
 - $NADPH \rightarrow O_2 \rightarrow CO_2$
 - $H_2O \rightarrow NADPH \rightarrow$ chu trình Calvin
 - NADPH $\rightarrow$ chlorophyll $\rightarrow$ chu trình Calvin
 - $H_2O \rightarrow$ quang hệ I $\rightarrow$ quang hệ II
 - NADPH $\rightarrow$ chuỗi chuyển electron $\rightarrow O_2$
- Về mặt cơ chế, quang phosphoryl hoá là rất giống với
 - phosphoryl hoá mức cơ chất trong đường phân.
 - phosphoryl hoá oxy hoá trong hô hấp tế bào.
 - chu trình Calvin
 - sự cố định carbon.
 - sự khử $NADP^+$
- Quang hợp trong các thực vật C_4 và thực vật CAM giống nhau thế nào?
 - Trong cả hai trường hợp, chỉ quang hệ I được sử dụng.
 - Cả hai loại thực vật đều tạo đường nhưng không có chu trình Calvin tham gia.
 - Trong cả hai trường hợp, rubisco không được sử dụng để cố định carbon ban đầu.
 - Cả hai loại thực vật tạo phần lớn đường trong tối.
 - Trong cả hai trường hợp, thylakoid không tham gia trong quang hợp.
- Quá trình nào được năng lượng ánh sáng thúc đẩy một cách trực tiếp nhất?
 - Sự tạo thành một gradient pH nhờ bơm proton qua màng thylakoid.
 - Sự cố định carbon trong stroma.
 - Sự khử của các phân tử $NADP^+$.
 - Sự loại electron ra khỏi các phân tử chlorophyll.
 - Sự tổng hợp ATP.

- Câu khẳng định nào sau đây là sự phân biệt đúng giữa các sinh vật tự dưỡng và sinh vật dị dưỡng?
 - Chỉ các sinh vật dị dưỡng cần các hợp chất hoá học từ môi trường.
 - Hô hấp tế bào là đặc thù riêng đối với các sinh vật dị dưỡng.
 - Chỉ các sinh vật dị dưỡng có ty thể.
 - Các sinh vật tự dưỡng chứ không phải sinh vật dị dưỡng có thể tự nuôi sống mình bắt đầu với CO_2 và các chất dinh dưỡng khác là vô cơ.
 - Chỉ sinh vật dị dưỡng cần oxygen.
- Phản ứng nào sau đây không xảy ra trong chu trình Calvin?
 - sự cố định carbon.
 - sự oxy hoá của NADPH.
 - sự giải phóng oxygen.
 - sự tái sinh chất nhận CO_2 .
 - sự tiêu thụ ATP.

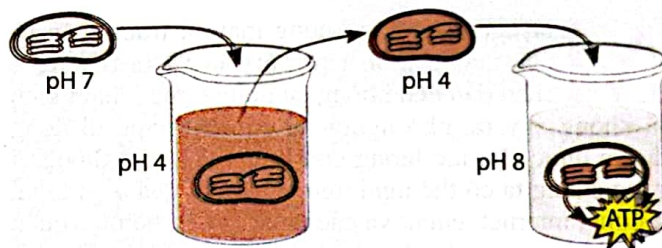
Câu trả lời có trong Phụ lục A

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

- Hô hấp sáng có thể làm giảm năng suất quang hợp của đậu tương khoảng 50%. Bạn có cho rằng con số này là cao hơn hoặc thấp hơn trong các dạng họ hàng hoang dại của đậu tương không? Tại sao?

TÌM HIỂU KHOA HỌC

- HÃY VẼ** Sơ đồ sau đây trình bày thí nghiệm với lục lạp tách rời. Đầu tiên cho lục lạp vào ngâm trong dung dịch acid có pH 4. Sau khi xoang thylakoid đạt pH 4 chuyển lục lạp vào dung dịch kiềm có pH 8. Sau đó lục lạp tạo ATP trong tối.



Hãy vẽ phóng to phần màng thylakoid trong cốc thí nghiệm chứa dung dịch pH 8. Vẽ sơ đồ enzyme ATP synthase. Đánh dấu các vùng có nồng độ H^+ cao và nồng độ H^+ thấp. Hãy chỉ ra hướng dòng proton qua màng và biểu thị phản ứng mà ở đó ATP được tổng hợp. ATP hình thành trong thylakoid hay ngoài thylakoid? Giải thích tại sao lục lạp trong thí nghiệm có thể tổng hợp ATP trong tối?

KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

- Bằng chứng khoa học cho rằng CO_2 gia tăng trong không khí do đốt cháy gỗ và các nhiên liệu hoá thạch gây nên hiện tượng “nóng lên toàn cầu”, nhiệt độ tăng lên. Rừng mưa nhiệt đới có thể đảm trách hơn 20% quang hợp của Trái Đất, tuy nhiên người ta cho rằng chúng tiêu thụ một lượng lớn CO_2 cũng ít hoặc không làm giảm sự nóng lên của Trái Đất. Tại sao lại như vậy? (gợi ý: Điều gì xảy ra đối với thức ăn do cây rừng mưa nhiệt đới tạo ra khi nó bị động vật ăn hoặc cây chết?)