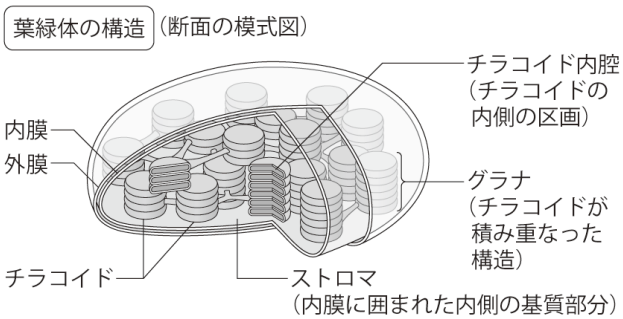
４節　光合成

Ａ　光合成の場と反応の流れ



〔１　　〕
…　光エネルギーを利用して ATP を合成する反応系である。

〔１　　〕の場は，〔２　　〕である。

＊　反応段階は，次の２つに大きく分けられる。

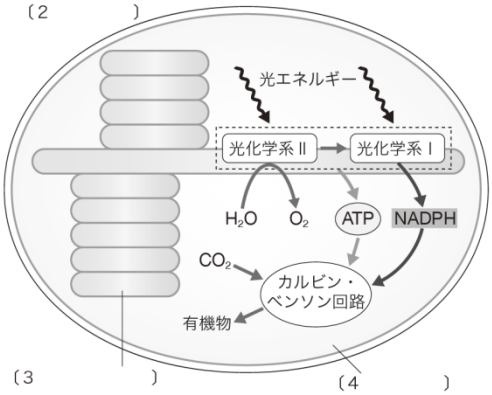
①〔２　　〕の〔３　　〕における光が直接関係する反応段階。
②〔２　　〕の〔４　　〕における光が直接関係しない反応段階。

MEMO

・　光合成の反応とはたらき（まとめ）

反応場所		反応	はたらき
葉緑体	チラコイド	反応１	光化学反応 光エネルギーの吸収→クロロフィルの活性化。
		反応２	電子伝達 光化学系Ⅱで水から引き抜かれた電子が，光化学系Ⅰへ渡される。水は電子を引き抜かれてO_2を生じる。（水の分解と還元型補酵素の生成）
		反応３	光リン酸化 ＡＴＰの合成。チラコイド内腔から外側にH^+が流れる過程でＡＴＰが生産される。
	ストロマ	反応４	カルビン・ベンソン回路 チラコイドでつくられたＡＴＰのエネルギーと還元型補酵素ＮＡＤＰＨを用いてCO_2が糖に取り込まれる。

●〔3　　〕での反応



第一の段階は，光エネルギーによって
引き起こされる〔5　　〕である。

〔5　　〕の流れ

①　光エネルギーによって，
〔3　　〕膜上の
〔6　　〕から
〔7　　〕へ電子が渡される。

⇩

②　〔6　　〕に電子を与える H_2O から電子が引き抜かれると O_2 が生じる。

⇩

③　光化学系で伝達された電子は，最終的に酸化型補酵素の $NADP^+$ に渡され，還元型の NADPH が生産される。

一方，〔5　　〕と結びついた ATP 合成が行われる。

●〔4　　〕での反応

第二の段階は，〔8　　〕である。反応経路は，〔9　　〕と呼ばれる。

＊　第一の段階でつくられた ATP のエネルギーと NADPH の還元力を用いて，二酸化炭素が糖に取り込まれる。

B　チラコイドでの反応～光合成の第一段階～

●　光の吸収

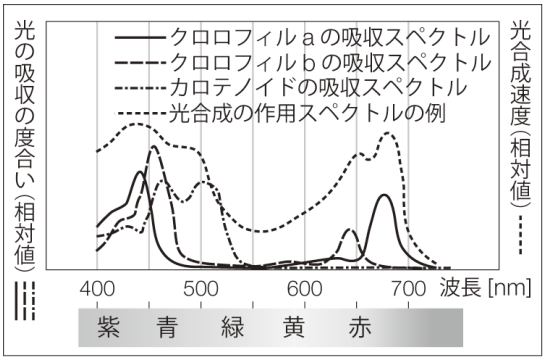
葉緑体の中の〔3　　〕の膜に含まれる色素が，光合成に有効な光を吸収する。吸収する光の波長は色素によって異なる。

〔10　　〕…　青と赤の光を強く吸収する色素。
〔11　　〕…　青の光を強く吸収する色素。

＊　〔11　　〕は，カロテンやキサントフィルなどの色素の総称。

〔12　　〕
… 光の波長と吸収の度合いとの関係を示したグラフ。

〔13　　〕
… 各波長の光が，光合成にどのくらい有効か，その関係を示したグラフ。



MEMO

クロロフィル　…　クロロフィルａ：青緑色，クロロフィルｂ：黄緑色
カロテノイド　…　カロテン：橙黄色，キサントフィル：黄色

光合成色素の抽出には，薄層クロマトグラフィーの他に，ろ紙を用いるペーパークロマトグラフィーも行われる。

＊　抽出液（メタノール：アセトン＝３：１），展開液（キシレン，またはトルエン，または石油ベンジン：エーテル：アセトン＝４：１：１）を用いる。

＊　ペーパークロマトグラフィーで，色素が展開する順番は，原点に近いところから，クロロフィルｂ．クロロフィルａ，キサントフィル，カロテンとなる。

コラム　光の吸収と色素

〔14　　〕の実験　…　19 世紀の終わりごろ，ドイツの〔14　　〕は，糸状の緑藻などと酸素が多いところに集まる細菌を用いて，光合成に有効な光の波長を調べた。

＊　シオグサ類にさまざまな波長の光を当てると，細菌の集まり方が波長によって異なっていた。

↓

シオグサ類から放出される酸素の量が波長によって異なる。

●〔15　　〕

〔7　　〕〔6　　〕
…　チラコイド膜にある，２つの電子伝達の反応系。

〔15　　〕…　光化学系のなかにあるクロロフィルに集まった，光合成色素が吸収して捕えた光エネルギーによって，クロロフィルが活性化され，電子を放出する反応。
〔16　　〕…　光化学系のなかの〔15　　〕が起きる部分。

●〔5　　〕

〔6　　〕から〔7　　〕に，反応中心のクロロフィルから飛び出した電子が伝達される反応が連続して起こる。

＊〔6　　〕の反応

①　〔6　　〕では，電子がより還元されやすい物質に伝達されていくときに，チラコイドの外側（〔4　　〕側）から内側にH^+が輸送され，H^+の濃度勾配を形成する。

⇩

②　電子を放出し酸化されたクロロフィルは，H_2O から引き抜かれた電子によって還元されて元に戻る。

⇩

③　電子を引き抜かれた H_2O は分解し，O_2 と H^+を生じる（酸化的分解）。

＊〔7　　〕の反応

①　〔7　　〕では，〔16　　〕のクロロフィルから飛び出した電子は，H^+とともに最終的に $NADP^+$に渡され，還元型補酵素 NADPH が生じる。

⇩

②　〔16　　〕のクロロフィルの還元には，〔6　　〕から受け取った電子が使われる。

〔5　　〕のまとめ

① H_2O の電子が引き抜かれ，〔6　　〕の反応中心のクロロフィルに渡される（酸化されたクロロフィルの再還元）。

② 光エネルギーによってクロロフィルが活性化され，著しく電子を放出しやすい状態（還元力の非常に強い状態）になる。

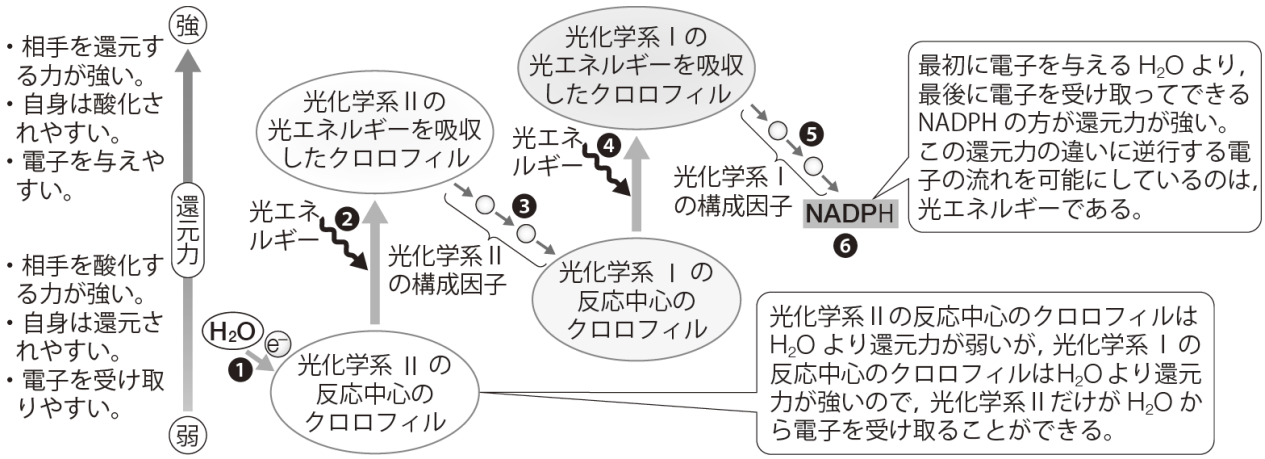
③ 少しずつ還元力が弱くなるように電子が伝達され，〔7　　〕の〔16　　〕のクロロフィルにいたる（酸化されたクロロフィルの再還元）。

④ 光エネルギーによって，クロロフィルが活性化されて，還元力の非常に強い状態になる。

⑤ 少しずつ還元力が弱くなるように電子が移る。

⑥ 還元力が NADPH として蓄積される。

＊ 光照射によってまず②と④が起こり，その後①，③，⑤が並行して起こる。



● ATP 合成

・ ATP 合成のしくみ

① 〔5　　〕に伴ってチラコイド内腔に輸送された H^+ は，濃度勾配に従って〔3　　〕の外側に流れ出す。

⇩

② H^+ の流れのエネルギーを利用して，〔17　　〕と呼ばれる反応を行う。

〔17　　〕… チラコイド膜にある〔18　　〕がＡＤＰをリン酸化して，ＡＴＰを生産する反応。

＊〔17　　〕と酸化的リン酸化は，基盤となるエネルギーを得る反応が異なるが，〔5　　〕から ATP 生産にいたるしくみはかなり似ている。

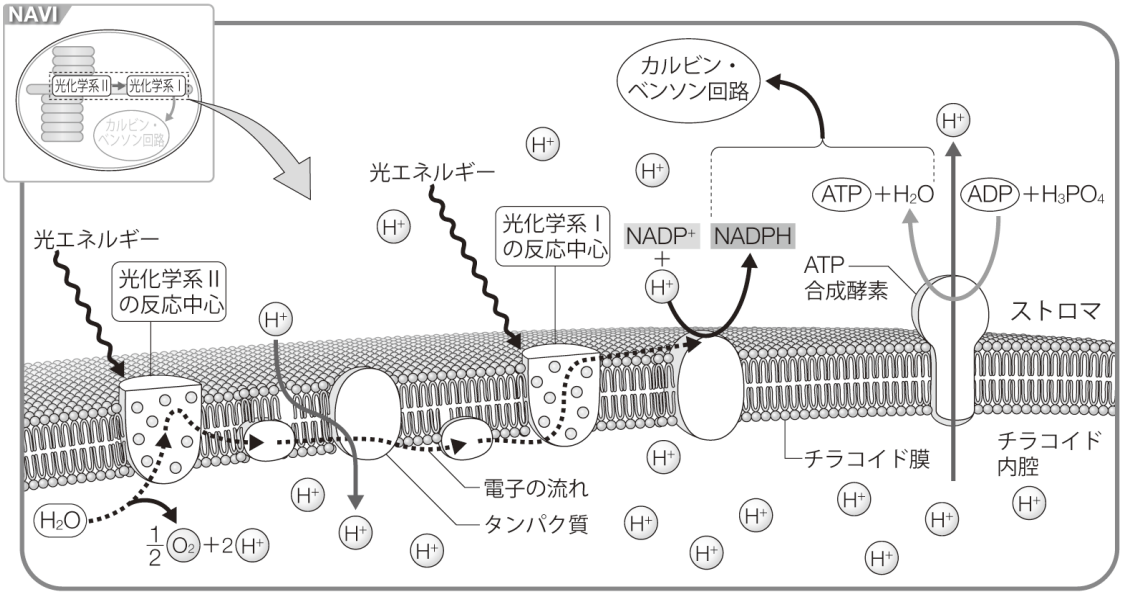
● 反応式

〔15　　〕〔5　　〕〔17　　〕の反応を式で表すと，以下のようになる。

$$2H_2O + 2NADP^+ + 3\,(ADP + \overset{\text{リン酸}}{H_3PO_4})$$

$$\xrightarrow{\text{光エネルギー}} O_2 + 2NADPH + 2H^+ + 3\,(ATP + H_2O)$$

・　光化学系における反応



C　ストロマでの反応～光合成の第二段階～

〔9　　〕…　チラコイドで生産されたＡＴＰと還元型補酵素ＮＡＤＰＨを用いて，ストロマで二酸化炭素を固定する炭酸同化を行う，循環的な反応経路。

〔9　　〕の反応経路

(1)　CO_2を取り込む段階で，〔19　　〕という酵素のはたらきによって，C_5化合物の〔20　　〕１分子と$CO_2$１分子から，C_3化合物の〔21　　〕が２分子つくられる。

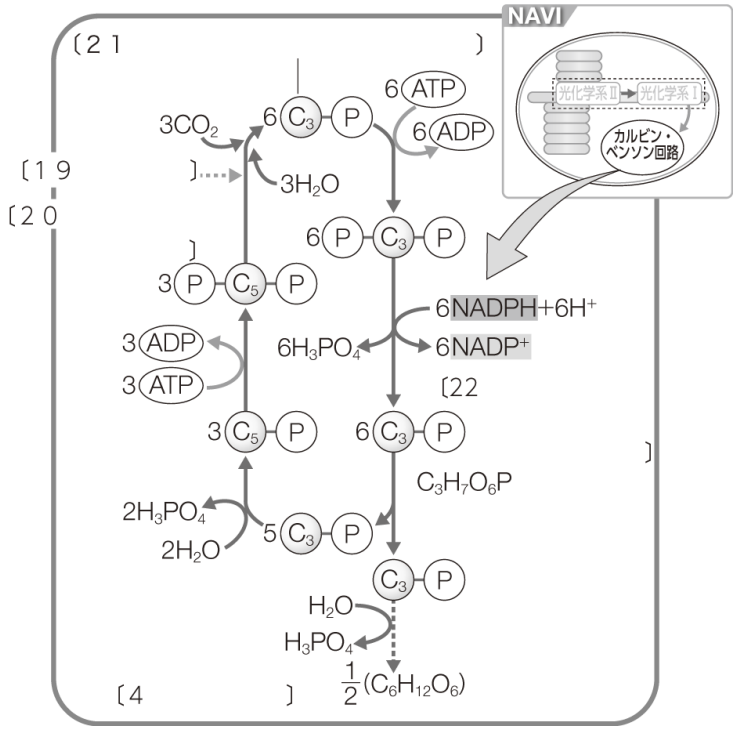
＊　炭酸同化の速度を制限している，重要な反応である。

(2)　〔9　　〕では，１分子のCO_2を固定するのに３分子のＡＴＰと２分子のＮＡＤＰＨを消費する。

(3)　〔9　　〕からの直接の生産物であるC_3化合物の〔22　　〕を１分子つくるためには，３分子のCO_2の固定が必要である。

↓

〔22　　〕１分子から，最終的にできるグルコース（$C_6H_{12}O_6$）は２分の１（1/2）分子に相当する。



(4)　反応式

$$6CO_2 + 12NADPH + 12H^+ + 18ATP + 12H_2O$$

$$\rightarrow \quad (C_6H_{12}O_6) + 12NADP^+ + 18ADP + 18\overset{\text{リン酸}}{H_3PO_4}$$

・　光合成全体の反応式

$$6CO_2 + 12H_2O \xrightarrow{\text{光エネルギー}} (C_6H_{12}O_6) + 6H_2O + 6O_2$$

MEMO

- カルビン・ベンソン回路の反応過程で生じるリブロース１,５-ビスリン酸は，「ＲｕＢＰ」とも表される。

- カルビン・ベンソン回路において，暗くした場合は，ＰＧＡが増加し，ＲｕＢＰが減少する。また，CO_2を供給しない場合，ＰＧＡが減少し，ＲｕＢＰが増加する。

- 植物の葉で光合成によってつくられたグルコースは水に溶けるので，浸透圧の変化を防ぐため，水に溶けないデンプン（同化デンプン）に変えられる。このデンプンはその後，水に溶けるスクロースに分解され，転流によってほかの器官に運ばれる。

コラム　C_4植物とＣＡＭ植物

一部の植物は，CO_2の固定を段階的に行うことで，高温で光が強い環境や乾燥した環境に適応している。

【 C_4植物 】

〔23　　〕…　CO_2が最初にC_4化合物として取り込まれる植物。
２段構えの〔８　　〕を行っている。
例）サトウキビ，トウモロコシなど

＊　温度が最適温度付近で光が十分に強いと，細胞内のCO_2濃度が低下するが，〔23　　〕はCO_2濃縮のしくみをもつため，そのような環境でも高い光合成速度を実現できる。

・〔23　　〕のしくみ

①　〔24　　〕で，CO_2をC_3化合物と結合させて，C_4化合物の有機酸に移す反応が行われる。効率がよく，CO_2濃度が低くても進行する。

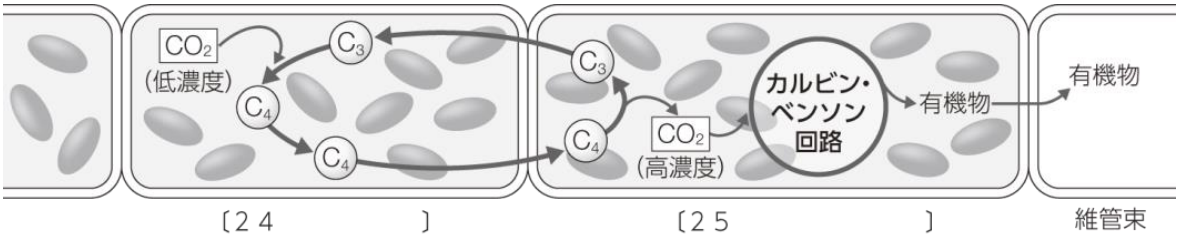
⇩

②　C_4化合物は，〔25　　〕に移動し，分解されCO_2を放出する。これによってCO_2濃度が高く保たれる。

⇩

③　取り出されたCO_2は，〔9　　〕で使う。

CO_2を取り込みC_3化合物を合成する，標準的な炭酸同化を行う植物は，〔26　　〕と呼ばれる。



【 CAM植物 】

〔27　　〕…〔28　　〕を行う植物。
時間的に分離した２段構えの〔８　　〕を行っている。
例）ベンケイソウ，サボテンなど

＊　夜間に気孔を開いて吸収したCO_2をいったんC_4化合物の有機酸に固定する。昼間はこれを分解して生じたCO_2を用いて，気孔が閉じた状態で光合成を行う。

＊　夜間に気孔を開くことで，昼間に気孔を開くことによって水が失われることを回避することができる。そのため，非常に乾燥した環境に適応している。

MEMO

C_4植物は，高温や強光，乾燥に強い。細胞内のCO_2濃度が低下する，高温や強光の条件下でも，CO_2を濃縮し，効率よく光合成を行うことができるため，あまり気孔を開かずにすむ。そのため，蒸散による水の放出を防ぐことができる。

コラム　光合成のしくみはどのように解明されてきたのだろうか

【 ヒルの実験 】

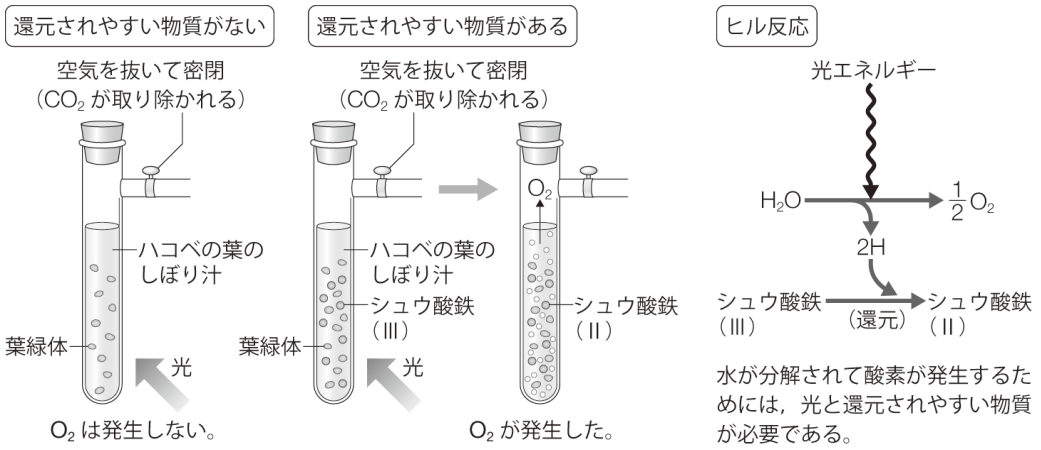
ヒルの実験　…　イギリスのヒルが行った，葉をすりつぶし，葉緑体を含む抽出液を調製して，光を照射する実験。

＊　葉緑体を含む抽出液に〔29　　〕のように還元されやすい物質を加えておくと，二酸化炭素がなくても，酸素が発生することを発見。〔29　　〕は還元されて，シュウ酸鉄（Ⅱ）になる。

〔30　　〕…　葉緑体を含む抽出液に，〔29　　〕を加え，光照射をすると，水が分解されて酸素が発生する反応。

光エネルギー
↓
$H_2O + A \rightarrow H_2A + 1/2\,O_2$（Aは還元されやすい物質）

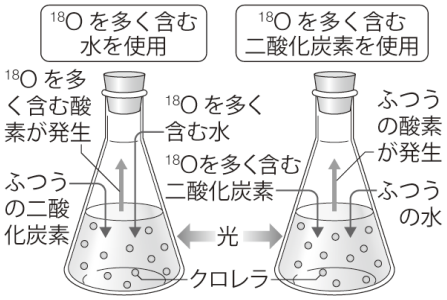
＊　光合成で発生する酸素は二酸化炭素由来ではないことを示す。



【 ルーベンの実験 】

ルーベンの実験　…　アメリカのルーベンらが行った，同位体の酸素^{18}Oを与えて，光合成で発生した酸素は水が分解してできたものであることを明らかにした実験。

＊　水の中の^{18}Oの割合を通常よりも高めた条件と，二酸化炭素の中の^{18}Oの割合を高めた条件とで，クロレラに光合成を行わせたところ，水の中の^{18}Oの割合を高めたときには，発生する酸素の中の^{18}Oの割合が高かった。



【カルビン・ベンソンの実験 】

・ カルビン・ベンソンの実験 … 二酸化炭素がどのようにして有機物になるかを単細胞の緑藻を用いて行った実験。

＊ 炭素の放射性同位体である^{14}Cをもつ二酸化炭素（$^{14}CO_2$）を含む液中で緑藻に光合成を行わせ，どのような物質に^{14}Cが取り込まれるかを調べた。

① 炭素の放射性同位体である^{14}Cをもつ二酸化炭素（$^{14}CO_2$）を含む液中で緑藻に光合成を行わせる。

⇩

② いろいろな時間に光合成を止めた緑藻の抽出液を，二次元ペーパークロマトグラフィーで展開する。

⇩

③ 展開したものをＸ線フィルムに感光させることにより，どの物質に^{14}Cが含まれているかがわかる。

＊ ^{14}Cは，最初は〔21　　〕に取り込まれ，時間と共にいくつかの物質を経由し，再び〔21　　〕に取り込まれた。

↓

光合成で炭素が固定される代謝の経路は，回路状になっていることがわかり，この回路を実験者の名前をとって，〔9　　〕と呼ばれる。

MEMO

・ ヒルの実験において，二酸化炭素を加えないと，カルビン・ベンソン回路の反応が行われないため，還元型補酵素のＮＡＤＰＨがＮＡＤＰ$^{+}$に戻ることができない。

↓

そのため，還元されやすい物質がない状態になる。よって，還元されやすい物質を加えないと酸素が発生しない。

・ 光合成に関係する実験には，これらのほかに，ヘルモント，プリーストリ，インゲンホウス，セネビエ，ソシュール，ザックス，ブラックマン，ベンソンの実験などがある。

① ヘルモント … 植物は水からつくられる。
② プリーストリ … 植物は酸素を発生する。
③ インゲンホウス … 酸素の発生には,光が必要である。
④ セネビエ … 光があっても二酸化炭素がなければ，酸素が発生しない。
⑤ ソシュール … 植物体の材料は，二酸化炭素と水である。（空気中の二酸化炭素は減少，植物体の炭素重量と乾燥重量は増加）
⑥ ザックス … 光合成の場は葉緑体で，光を当てるとデンプンを合成。
⑦ ブラックマン … 光合成速度は，条件の中で一番不足するものによって決定する（限定要因説）。光合成に明反応と暗反応があることを推定。
⑧ ベンソン … 光合成の反応には，光を吸収して物質を合成する反応と，この物質をデンプンに同化する反応とがある。同化する反応は，この物質があれば，光は必要としない。

D　細菌の光合成

・ 原核細胞の細菌にも光合成を行うものがある。

(1) 〔31　　〕

〔31　　〕… 植物や藻類とは異なる光合成を行う細菌。
例）〔32　　〕,〔33　　〕など

＊ クロロフィルとは異なる,〔34　　〕という光合成色素をもつ。

＊ 光化学系に電子を与えるのがH_2Oではない。〔31　　〕の種類によって，水素ガスや硫黄化合物など，さまざまである。

〔32　　〕と〔33　　〕

＊〔35　　〕を含む水環境に生息し，光化学系はH_2Sから電子を引き抜く。

↓

植物や藻類のようなO_2ではなく〔36　　〕が生じる。

＊　反応式

光エネルギー

↓

$$6CO_2 + 12H_2S \rightarrow (C_6H_{12}O_6) + 6H_2O + 12S$$

(2)〔37　　〕

〔37　　〕…　クロロフィルをもち，植物や藻類と同じタイプの光合成を行い，水の酸化的分解によって酸素を発生する。

! ４章４節のポイント

光合成では，光エネルギーによって光化学系Ⅱ・Ⅰの電子伝達が起こり，水からＮＡＤＰ$^+$に電子が渡ってＮＡＤＰＨが生じ，このときのエネルギーを利用してＡＴＰがつくられる。こうして得られたＮＡＤＰＨの還元力とＡＴＰのエネルギーを使って炭酸同化が行われる。