光合作用｜完整反應總覽圖

把光能轉成 ATP 與 NADPH，再把 CO_2 的碳組成有機物。

植物的產氧型光合作用
反應式・酵素・位置・能量收支
總反應（以己糖表示）：$6\,CO_2 + 6\,H_2O + 光 \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$

A 光反應
光 + $H_2O \rightarrow O_2$；製造 ATP、NADPH

ATP + NADPH：供能、供電子
ADP + Pi + $NADP^+$：回收再用

B 卡爾文循環
CO_2 → 三碳糖 G3P；RuBP 循環再生

淨輸出 G3P，組成較大的糖
每 3 CO_2：1 G3P（3C）

F 糖類與生物量
蔗糖運輸・澱粉儲存・生長材料

C_3 植物直接由 B 固碳；C_4 與 CAM 也都需要 B。

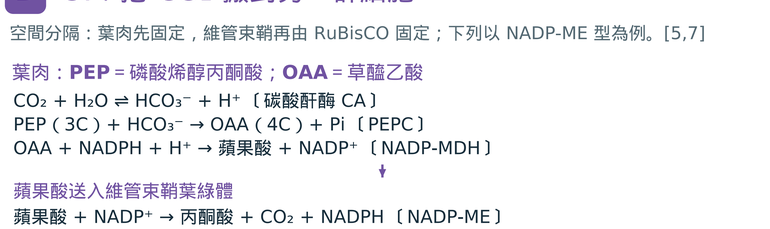
D / E C_4、CAM 先濃縮 CO_2

C 加氧 → 光呼吸

回收 3-PGA 返回 B

A 光反應：光能 → 化學能

場所：葉綠體的類囊體膜；ATP 與 NADPH 在基質側形成。[1,2]



1 吸光與電荷分離 天線色素將激發能傳到反應中心；Chl + 光 → Chl*。電子由 PSII 先出發，再於 PSI 受光重新激發。

2 水氧化｜放氧複合體 OEC $2\,H_2O \rightarrow O_2 + 4\,H^+ + 4\,e^-$。OEC 與 PSII 相連；氧氣中的氧原子來自水。

3 PQ 攜帶電子與質子 $PQ + 2\,e^- + 2\,H^+$（基質）→ PQH_2；PQH_2 將電子交給 Cyt b_6f。

4 Cyt b_6f 與質子梯度 Q 循環促進 H^+ 由基質側轉移到類囊體腔；電子經 PC 送往 PSI。水氧化也直接在腔內增加 H^+。

5 PSI → Fd → FNR FNR：$NADP^+ + 2\,e^- + H^+ \rightarrow NADPH$。NADPH 隨後供應 B 的還原反應。

6 光合磷酸化｜ATP 合成酶 H^+ 沿電化學梯度由腔內返回基質；驅動 ADP + Pi → ATP + H_2O。

7 環式電子流｜補足 ATP Fd → PQ → Cyt b_6f → PC → PSI → Fd；涉及 PGR5/PGRL1 相關與 NDH 路徑。此流本身不淨產 NADPH 或 O_2。

更細的接力：PSII → pheophytin → QA / QB（PQ）；PSI → A_0（葉綠素）→ A_1（葉綠醌）→ Fe-S → Fd。多餘激發能可經 NPQ 以熱散失。

線性流：$4\,e^-$ → 2 NADPH + 1 O_2；至少需 8 次有效光子吸收。ATP 產量依耦合與電子流而變。

B 卡爾文循環：CO_2 → G3P

場所：葉綠體基質。以下按固定 3 CO_2、淨產生 1 G3P 計算。[1,3]

① 羧化 / 固定碳｜**RuBisCO**
3 RuBP + 3 CO_2 + 3 H_2O → 6 3-PGA
每個 5C 的 RuBP 接上 1C 的 CO_2，形成不穩定 6C 中間體，再裂成兩個 3C。

② 磷酸化與還原｜**PGK、NADP-GAPDH**
6 3-PGA + 6 ATP → 6 1,3-BPG + 6 ADP〔PGK〕
6 1,3-BPG + 6 NADPH + 6 H^+ → 6 G3P + 6 $NADP^+$ + 6 Pi
ATP 先供能；NADPH 再提供電子，把碳還原。

6 G3P（18C）= 1 G3P 淨輸出 + 5 G3P 留下再生

③ 再生：**5 G3P（15C）重組成 3 RuBP（15C）**

2 G3P ⇌ 2 DHAP	TPI｜異構化
G3P + DHAP ⇌ F1,6BP	FBA｜醛縮酶
F1,6BP + H_2O → F6P + Pi	FBPase｜去磷酸
F6P + G3P ⇌ E4P + Xu5P	TK｜轉移 2C
E4P + DHAP ⇌ S1,7BP	FBA｜醛縮酶
S1,7BP + H_2O → S7P + Pi	SBPase｜去磷酸
S7P + G3P ⇌ R5P + Xu5P	TK｜轉移 2C
R5P ⇌ Ru5P；2 Xu5P ⇌ 2 Ru5P	RPI；RPE
3 Ru5P + 3 ATP → 3 RuBP + 3 ADP	PRK｜加磷酸

收支：每淨產 **1 G3P**，消耗 **9 ATP + 6 NADPH**。

RuBP = 核酮糖-1,5-雙磷酸；3-PGA = 3-磷酸甘油酸；G3P = 甘油醛-3-磷酸。
1,3-BPG = 1,3-雙磷酸甘油酸；G3P 可與 DHAP（二羥丙酮磷酸）互換。

C 光呼吸：RuBisCO 加氧後的回收

葉綠體 → 過氧化體 → 粒線體 → 過氧化體 → 葉綠體。[4]

起點｜**RuBisCO** 的加氧酶反應
RuBP（5C）+ O_2 → 3-PGA（3C）+ 2-PG（2C）

3-PGA 可進入 B；2-PG（2-磷酸乙醇酸）需要回收。低 CO_2、高溫時通常更明顯。

① 葉綠體｜**PGLP**：去磷酸
2-PG + H_2O → 乙醇酸 + Pi

② 過氧化體｜**GOX、CAT、GGAT**
乙醇酸 + O_2 → 乙醛酸 + H_2O_2〔GOX：乙醇酸氧化酶〕
2 H_2O_2 → 2 H_2O + O_2〔CAT：過氧化氫酶〕
乙醛酸 + Glu ⇌ Gly + 2-OG〔GGAT：胺基轉移〕

③ 粒線體｜**GDC + SHMT** 合併反應
2 Gly + NAD^+ + H_2O → Ser + CO_2 + NH_4^+ + NADH
GDC 脫羧並釋氨；SHMT 經 THF（一碳載體）將另一個 Gly 組成 Ser。

④ 過氧化體｜**SGAT、HPR**
Ser + 乙醛酸 ⇌ 羥基丙酮酸 + Gly〔SGAT：Gly 回到③〕
羥基丙酮酸 + NADH + H^+ → 甘油酸 + NAD^+〔HPR〕

⑤ 葉綠體｜**GLYK**：甘油酸激酶
甘油酸 + ATP → 3-PGA + ADP；3-PGA 返回 B 的還原步驟

氮也要回收｜葉綠體 **GS / Fd-GOGAT**
GS：Glu + NH_4^+ + ATP → Gln + ADP + Pi
Fd-GOGAT：Gln + 2-OG + 2 Fd(red) → 2 Glu + 2 Fd(ox)
Gly = 甘胺酸；Ser = 絲胺酸；Glu = 麩胺酸；Gln = 麩醯胺酸；2-OG = α-酮戊二酸。

[1] OpenStax Biology 2e §8.2 §8.3 [2] Joliot & Johnson 2011 [3] Meloni et al. 2023 [4] Peterhansel et al. 2010 [5] Wang et al. 2014 [6] Schiller et al. 2025 [7] SIB ENZYME PPDK PEPC SPS AGPase

D C_4：把 CO_2 搬到另一群細胞

空間分隔：葉肉先固定，維管束鞘再由 RuBisCO 固定；下列以 NADP-ME 型為例。[5,7]

葉肉：**PEP** = 磷酸烯醇丙酮酸；**OAA** = 草醯乙酸
$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons HCO_3^- + H^+$〔碳酸酐酶 CA〕
PEP（3C）+ HCO_3^- → OAA（4C）+ Pi〔PEPC〕
OAA + NADPH + H^+ → 蘋果酸 + $NADP^+$〔NADP-MDH〕

蘋果酸送入維管束鞘葉綠體
蘋果酸 + $NADP^+$ → 丙酮酸 + CO_2 + NADPH〔NADP-ME〕
釋出的 CO_2 → B；丙酮酸返回葉肉葉綠體。

PEP 再生：丙酮酸 + ATP + Pi → PEP + AMP + PPi〔PPDK〕
PPi 再水解；ATP → AMP 相當於用掉 2 個 ATP 的高能磷酸鍵。

其他脫羧型：NAD-ME 在維管束鞘粒線體用 NAD^+，產 NADH；PEP-CK 在細胞質催化 OAA + ATP → PEP + CO_2 + ADP，常與 ME 並行。兩者常以天門冬胺酸搬運碳，經 AspAT 胺基轉移再轉回 OAA。

E CAM：夜間收 CO_2，白天再利用

時間分隔：同一細胞把前段固定與卡爾文循環分在不同時段；如鳳梨、仙人掌。[6]

夜間｜主要開氣孔、儲酸
儲存醣類分解 → PEP；CO_2 經 CA 成為 HCO_3^-。
PEP + HCO_3^- → OAA + Pi〔PEPC〕；OAA + NADH + H^+ → 蘋果酸 + NAD^+〔MDH〕。
蘋果酸在液泡中以酸的形式累積。

白天｜通常關氣孔、釋 CO_2
液泡釋出蘋果酸 → 脫羧 → CO_2 送入 B；A 提供 ATP、NADPH。
依物種使用 NADP-ME、NAD-ME 或 PEP-CK；留下的三碳骨架經 PEP 等中間物重建澱粉 / 蔗糖，供下個夜晚再形成 PEP。

能量：除 B 的成本，還需支付 PEP 再生、液泡儲酸與運輸等成本；不能把所有 CAM 固定寫成同一個 ATP 總數。
共同目的：提高 RuBisCO 周圍的 CO_2；C_4 主要分位置，CAM 主要分時段。

F G3P 之後：運輸、儲存與生長

先組成六碳糖磷酸，再分流；以下是典型葉片的主要合成路徑。[3,6,7]

三碳糖 → 六碳糖；**G6P、G1P** 為葡萄糖磷酸
G3P ⇌ DHAP〔TPI〕；G3P + DHAP ⇌ F1,6BP〔FBA〕
F1,6BP + H_2O → F6P + Pi〔FBPase〕
F6P ⇌ G6P〔PGI〕；G6P ⇌ G1P〔PGM〕

葉綠體基質 → 澱粉
G1P + ATP → ADP-葡萄糖 + PPi
〔AGPase〕
ADP-葡萄糖 + 醣鏈$_n$ →
醣鏈$_{n+1}$ + ADP〔澱粉合成酶 SS〕
SS 形成 α(1→4)；BE 建立 α(1→6) 分枝。

輸出至細胞質 → 蔗糖
G1P + UTP → UDP-葡萄糖 + PPi〔UGPase〕
UDP-葡萄糖 + F6P →
蔗糖-6-磷酸 + UDP〔SPS〕
蔗糖-6-磷酸 + H_2O → 蔗糖 + Pi〔SPP〕

TPT 以 Pi 交換輸出三碳糖磷酸。UDP-葡萄糖也可供纖維素合成。
碳骨架再銜接呼吸作用、脂肪酸與胺基酸合成。

能量與碳收支

B：6 CO_2 → 2 G3P（1 己糖碳當量）
消耗 18 ATP + 12 NADPH；糖類後續合成另計。

典型 NADP-ME 型 C_4：每 CO_2 再加 2 ATP 當量
理想基礎需求：每己糖碳當量 30 ATP + 12 NADPH。

C：2 個 2-PG（4C）→ 1 個 3-PGA（3C）+ CO_2
回收與再同化氮需 2 ATP + 2 Fd(red)。

閱讀註記：箭頭表示反應或物質流；雙向箭頭表示可逆。藍 = 光 / 電子與能量，綠 = 碳固定，紅 = 光呼吸，紫 = 濃縮 CO_2，青 = 有機物合成。卡爾文循環不直接吸光，但通常依賴光反應供能與酵素活化，不代表只在夜間進行。
Pi = 無機磷酸；PPi = 焦磷酸；e^- = 電子；Fd = 鐵氧還蛋白；PQ = 質體醌；PC = 質體藍素；FNR = Fd-$NADP^+$ 還原酶。F / E / S / R / Xu / Ru 分別指果糖、赤蘚糖、景天庚酮糖、核糖、木酮糖、核酮糖；數字與 P 表示磷酸位置。
式子採教學簡寫，部分 H^+ / H_2O 及酸鹼型態省略。C 的成本不含把 3-PGA 再還原及重新固定釋出的 CO_2；③ 產 NADH、④ 用 NADH，跨胞器需代謝穿梭。光呼吸可回收碳、避免 2-PG 累積，並參與光保護。