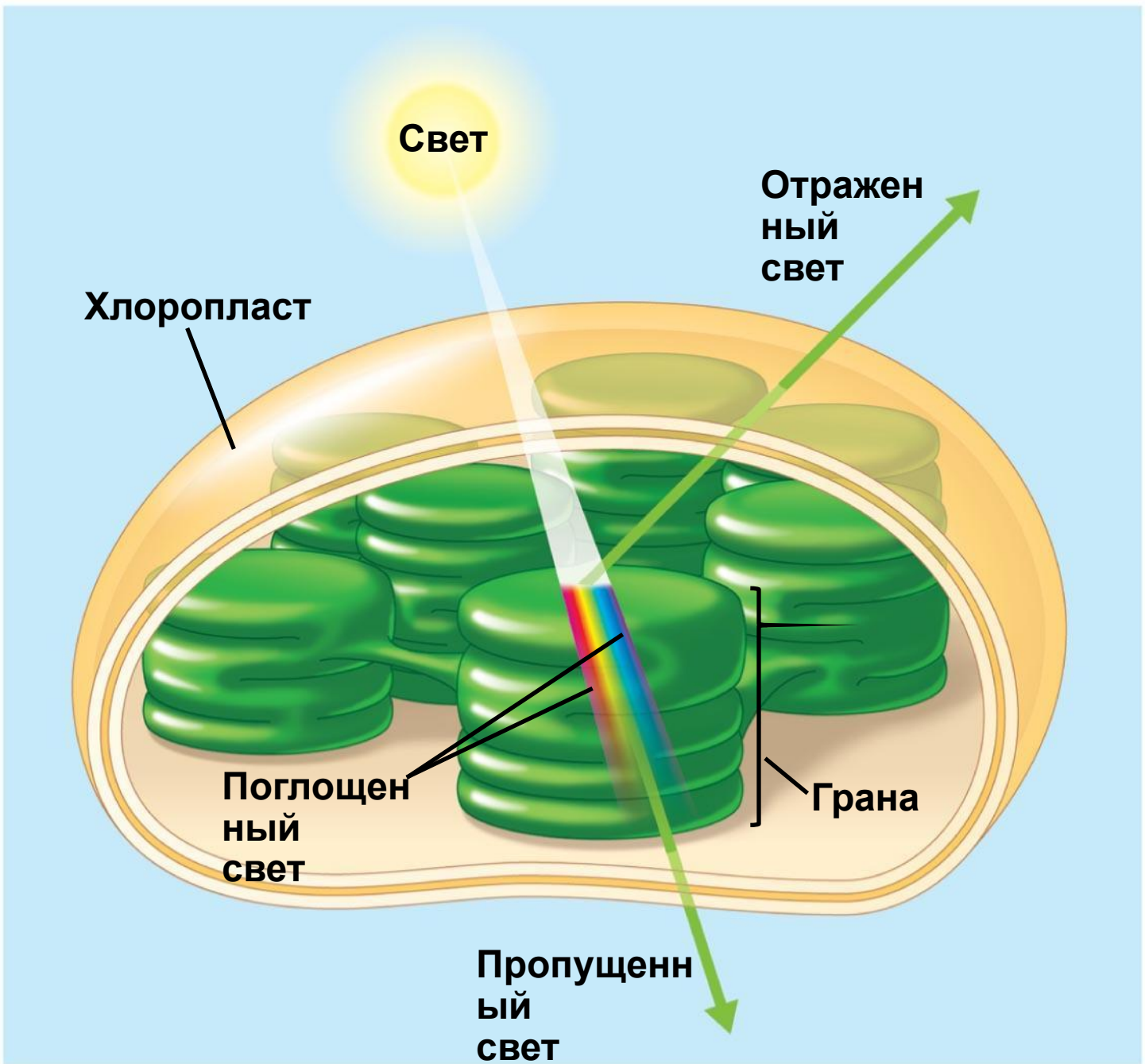


Физиология растений

Демидчик Вадим
Викторович
(д.б.н., зав. каф. физиологии
и биохимии растений)

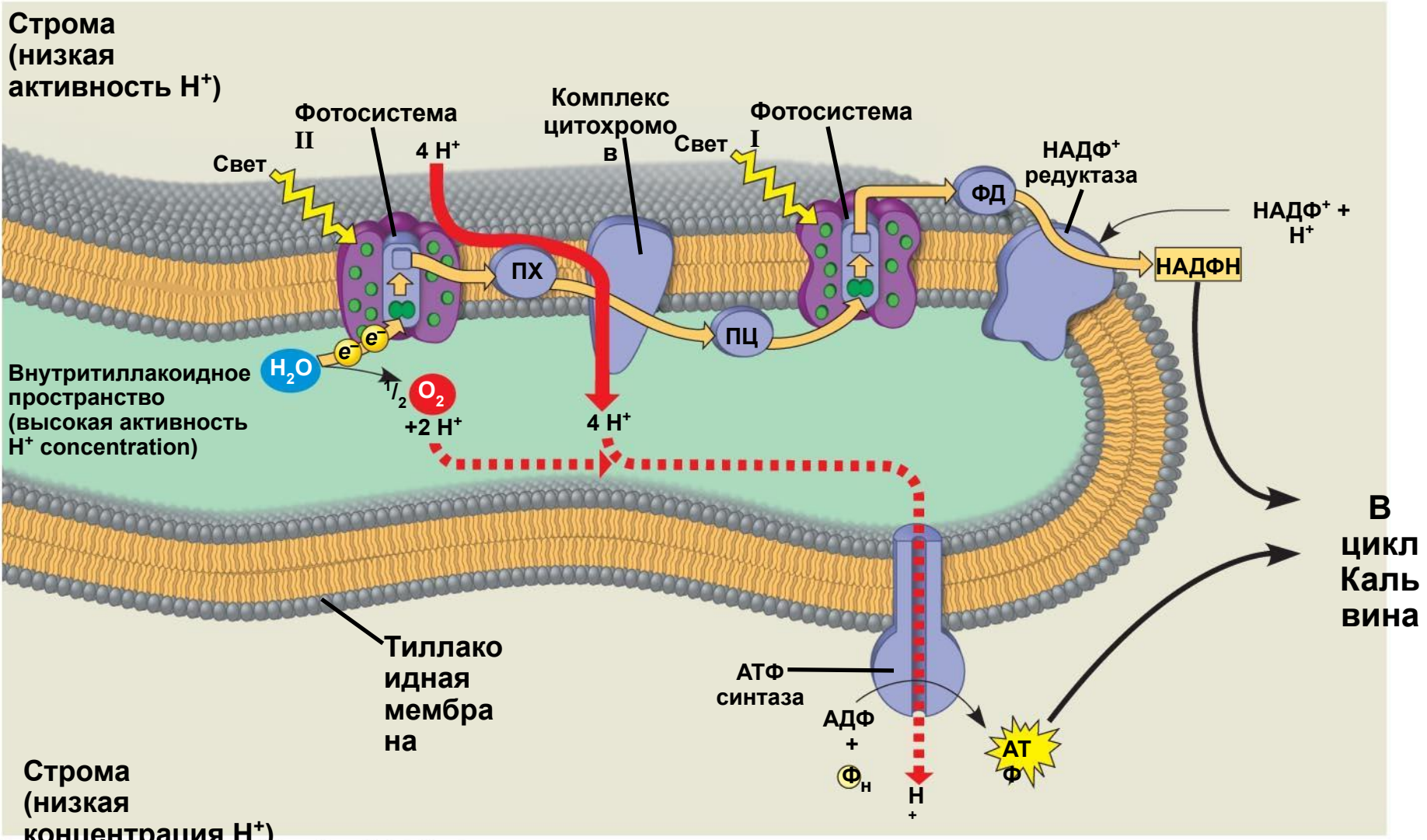




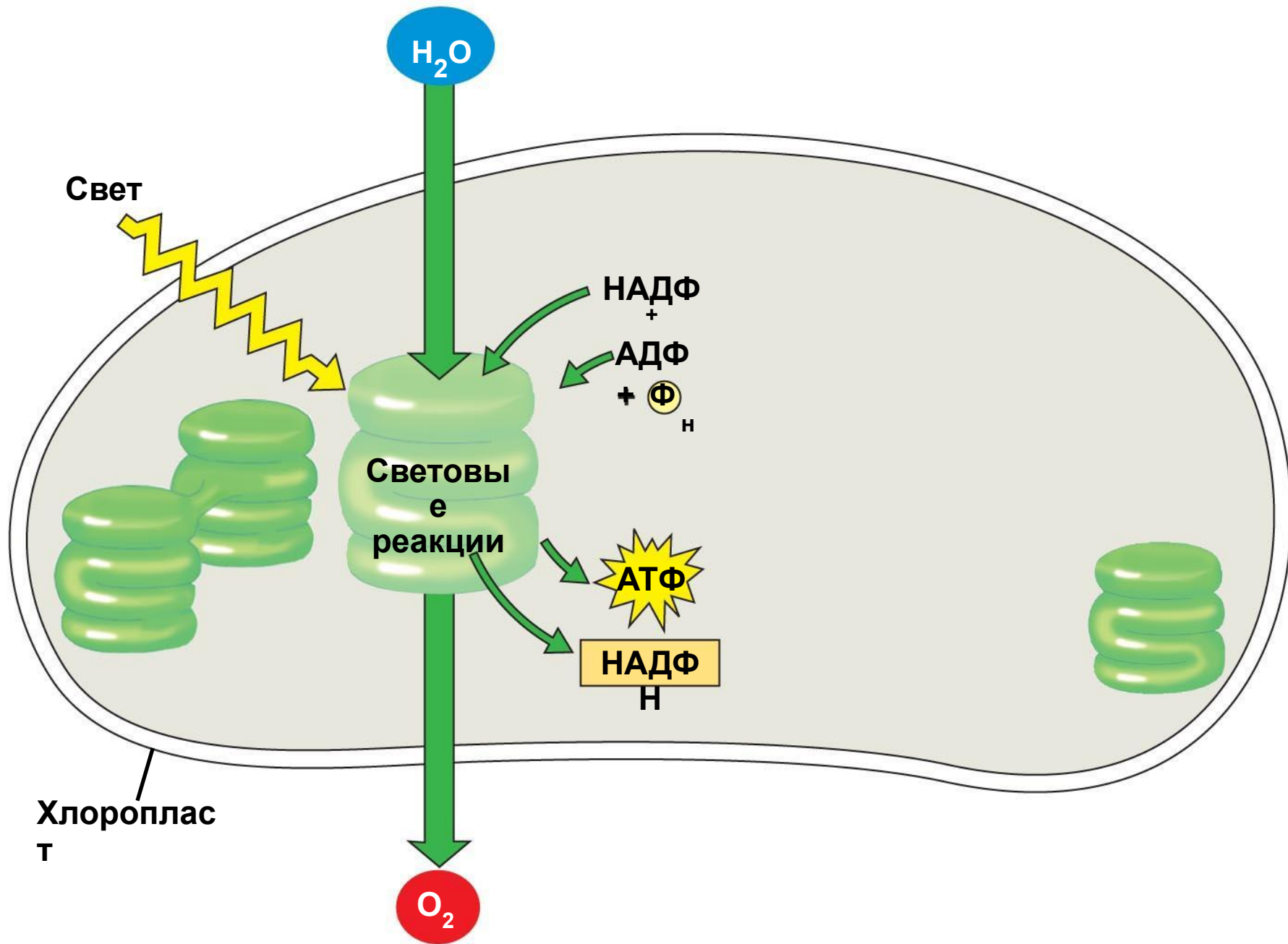
Строма
(низкая
активность H^+)

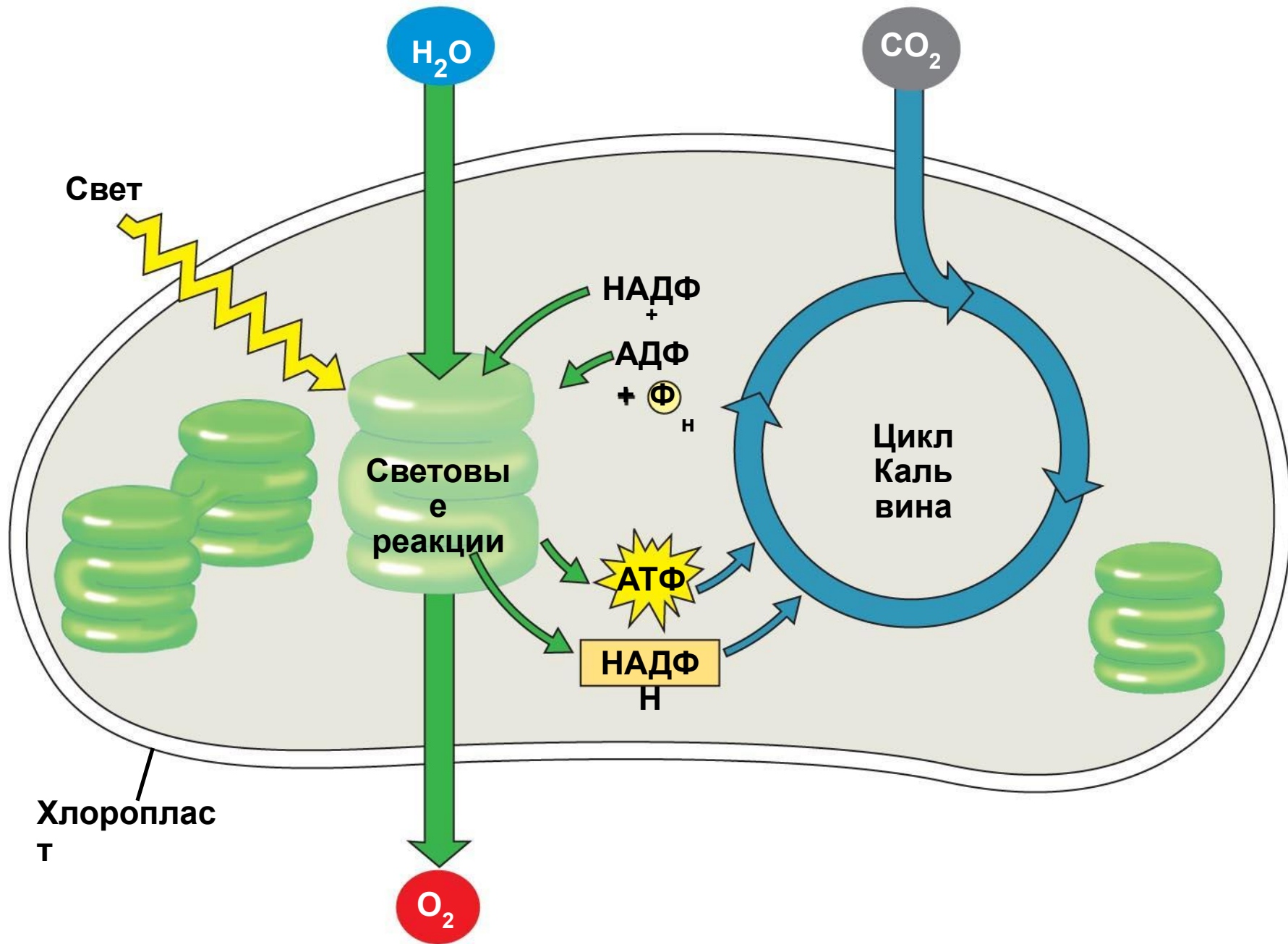
Внутритиллакоидное
пространство
(высокая активность
 H^+ concentration)

Строма
(низкая
концентрация H^+)



Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Pearson Benjamin Cummings.





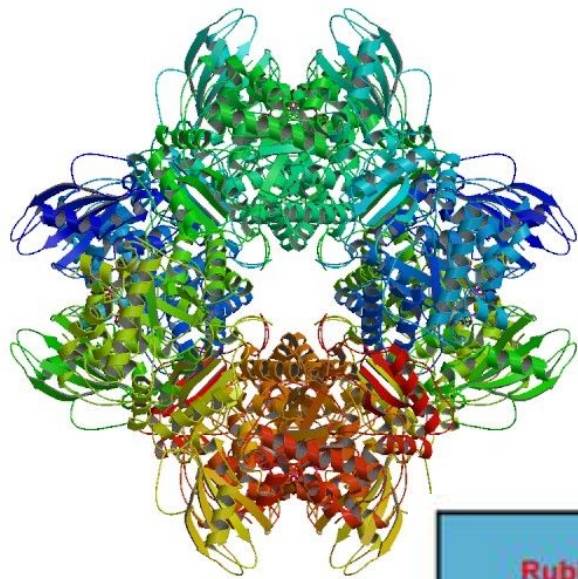
Цикл Кальвина происходит в строме и начинается с присоединения CO_2 к акцептору – пятиуглеродному сахару **рибулозо-1,5-дифосфату (РДФ)**.

Присоединение CO_2 к веществу называется карбоксилированием, а фермент, катализирующий такую реакцию, – **карбоксилазой**.

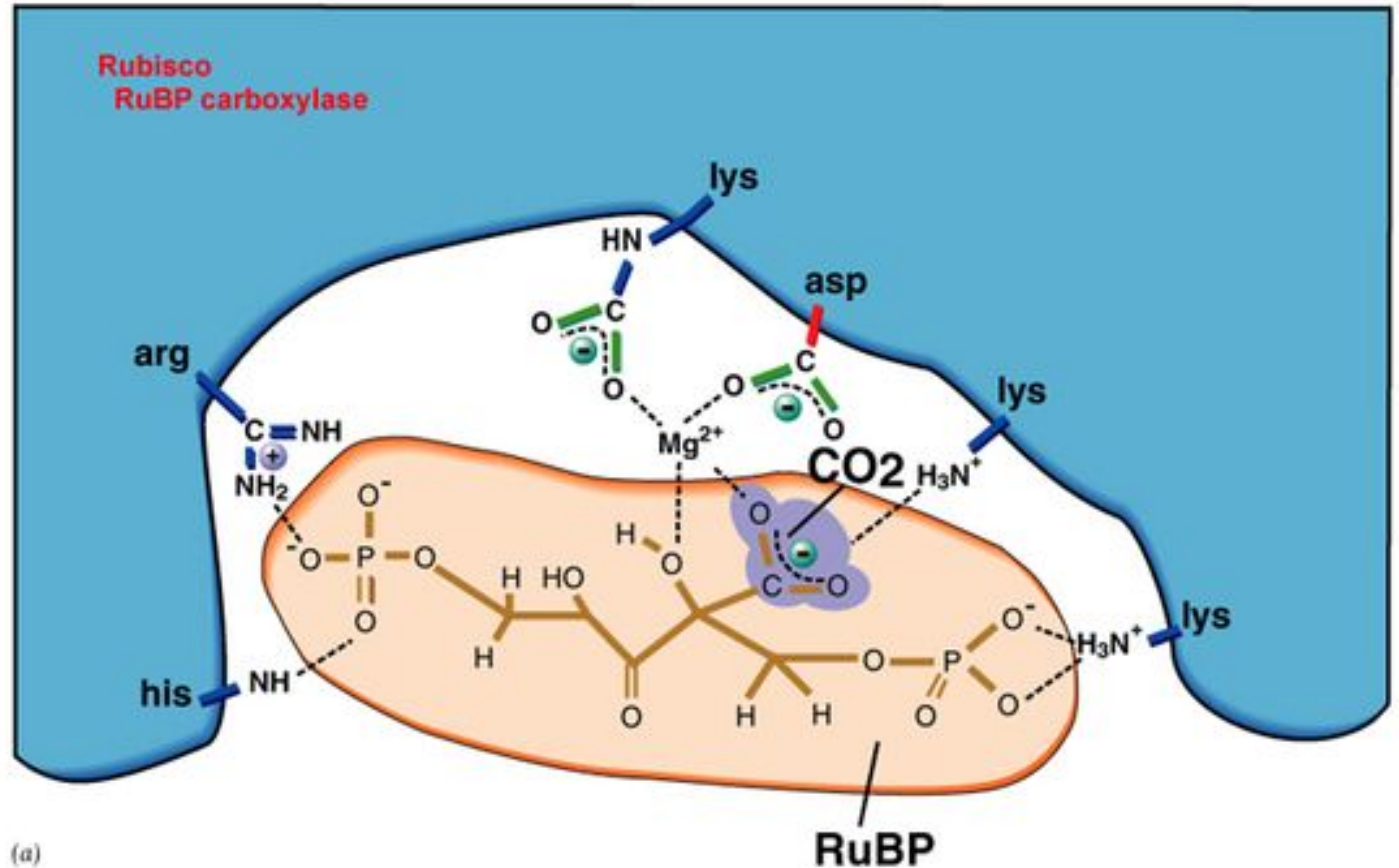
В данной реакции карбоксилирование происходит с участием фермента **рибулозодифосфаткарбоксилазы (РДФ-карбоксилазы)**.

Это самый распространенный в мире фермент.

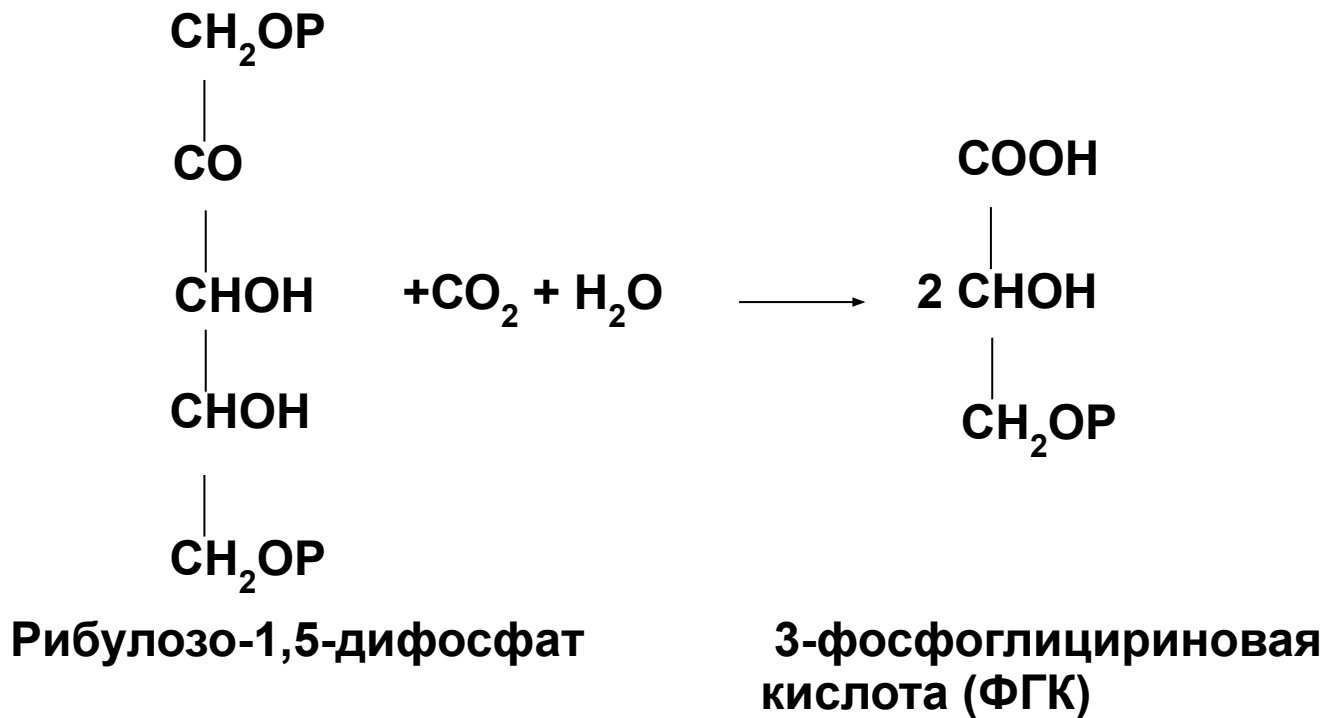
2 цепи – хлоропластная (2 x 55 кДа) и ядерная (8 x 13 кДа), 560 кДа. Mg^{2+} - кофактор для связывания CO_2



Это самый распространенный в мире фермент, при это очень неэффективный



Продукт реакции, содержащий шесть атомов углерода, в присутствии воды сразу распадается на две молекулы **3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК)**:

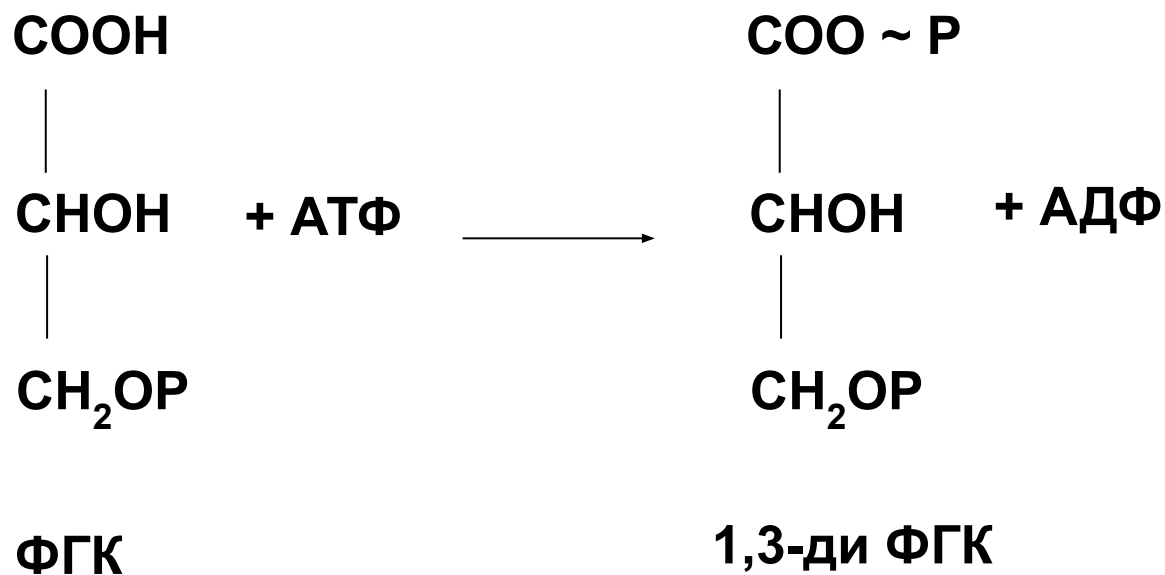


С данной реакции начинается цикл Кальвина. ФГК является, по современным взглядам, **первичным продуктом ассимиляции углерода.**

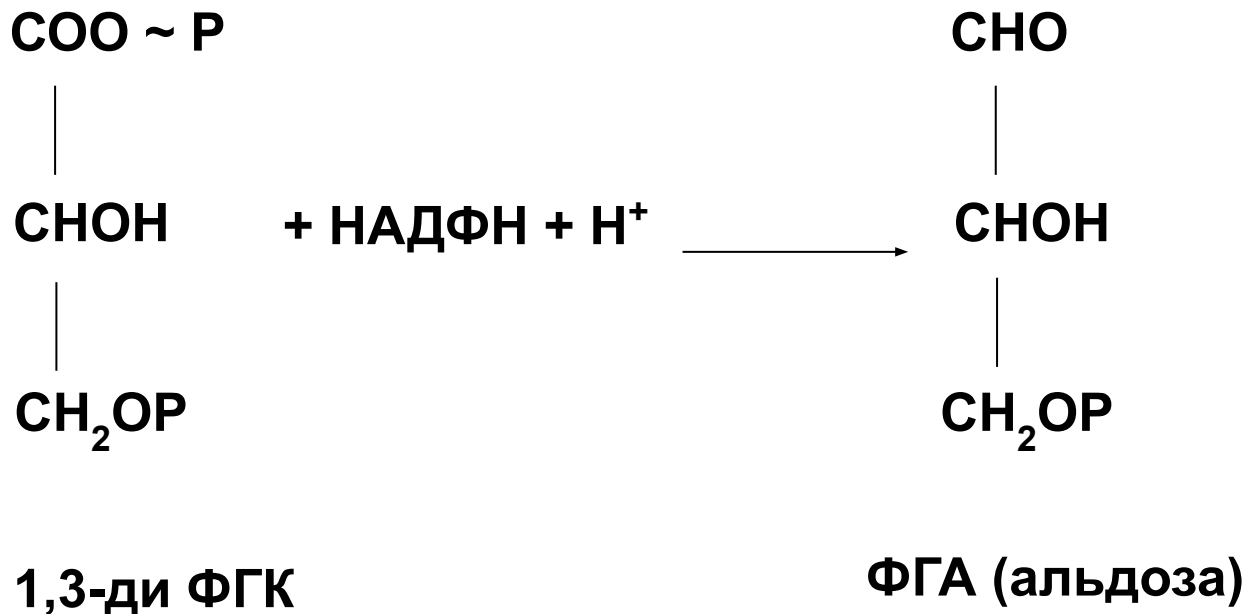
Для дальнейших превращений ФГК необходимы вещества световой фазы фотосинтеза: АТФ и НАДФН.

Сначала 3-ФГК фосфорилируется при участии АТФ и образуется 1,3-дифосфоглицериновая кислота.

Реакция катализируется ферментом фосфоглицераткиназой:



Затем происходит восстановление за счет **НАДФН** и образуется фосфоглицериновый альдегид (ФГА):

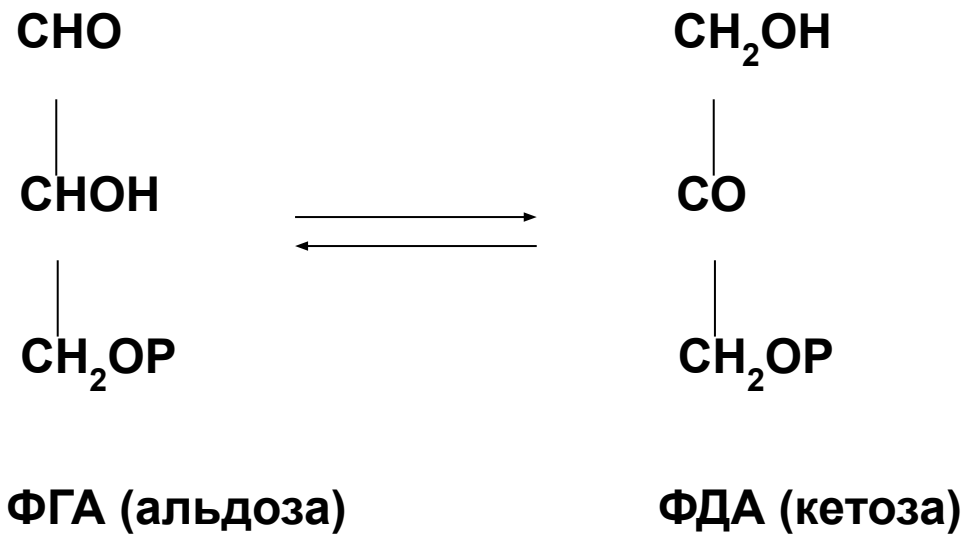


Суммарный результат второй стадии: восстановление карбоксильной группы кислоты (–COOH) до альдегидной (–СНО).

Процесс превращения катализируется дегидрогеназой фосфоглицеринового альдегида.

Дальнейшее превращение фосфоглицеринового альдегида может происходить 4 путями.

ФГА частично с помощью **триозофосфатизомеразы** превращается в **фосфодиоксиацетон (ФДА)**:

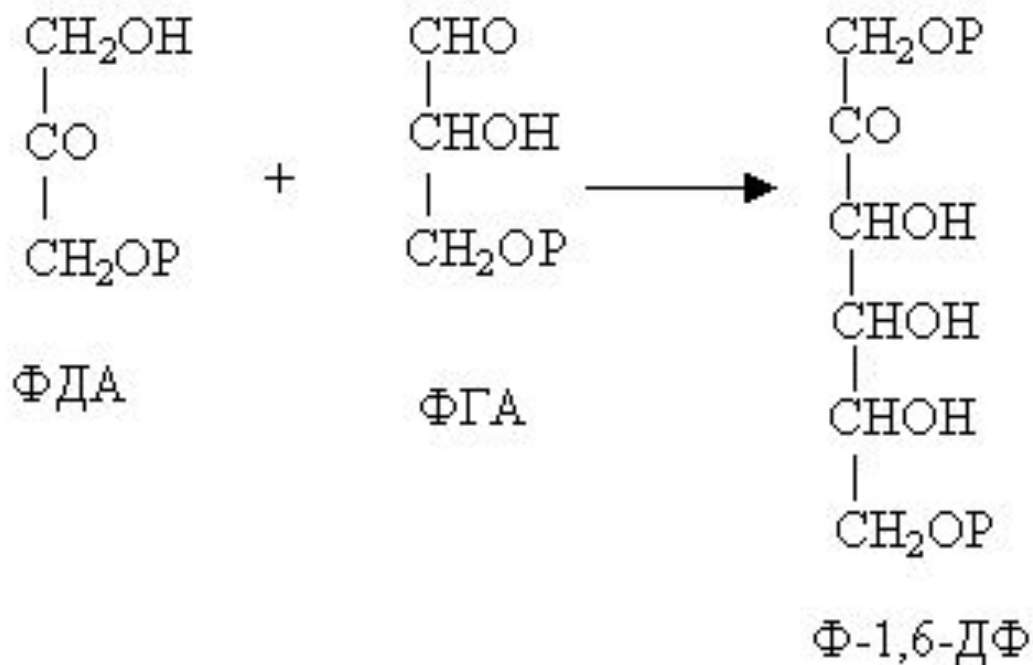


Это первый путь превращения ФГА.

Таким образом в клетку поступают две очень простые формы сахаров: альдоза (ФГА) и кетоза (ФДА). Эти трехуглеродные сахара (триозосахара) с присоединенной к ним фосфатной группой содержат больше химической энергии, чем ФГК.

Это первые углеводы, которые образуются при фотосинтезе.

С помощью альдолазы ФДА соединяется с другой молекулой ФГА, и образуется молекула фруктозо-1,6-дифосфата (ФДФ).



Это второй путь превращения ФГА.

Фруктозо-1,6-дифосфат **дефосфорилируется** и превращается во фруктозо-6-фосфат (Ф-6-Ф), что сопровождается накоплением в среде неорганического фосфата.

Фруктозо-6-фосфат в дальнейшем может выйти из цикла и использоваться для синтеза запасных форм углеводов: сахарозы, крахмала, других полисахаридов.

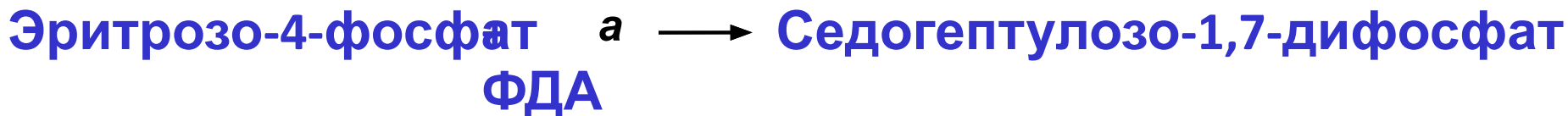
Однако ФГА (третий путь) может реагировать с эквимольным количеством Ф-6-Ф, в результате образуются равные количества ксилулозо-5-фосфата и эритрозо-4-фосфата (реакция катализируется транскетолазой).

Эритрозо-4-фосфат может взаимодействовать с равным количеством **фосфодиоксиацетона (ФДА)** при участии фермента альдолазы, что приводит к образованию седагептулозо-1,7-дифосфата, который дефосфорилируется до седагептулозо-7-фосфата с участием седагептулозодифосфатазы.

транскетола



альдолаз



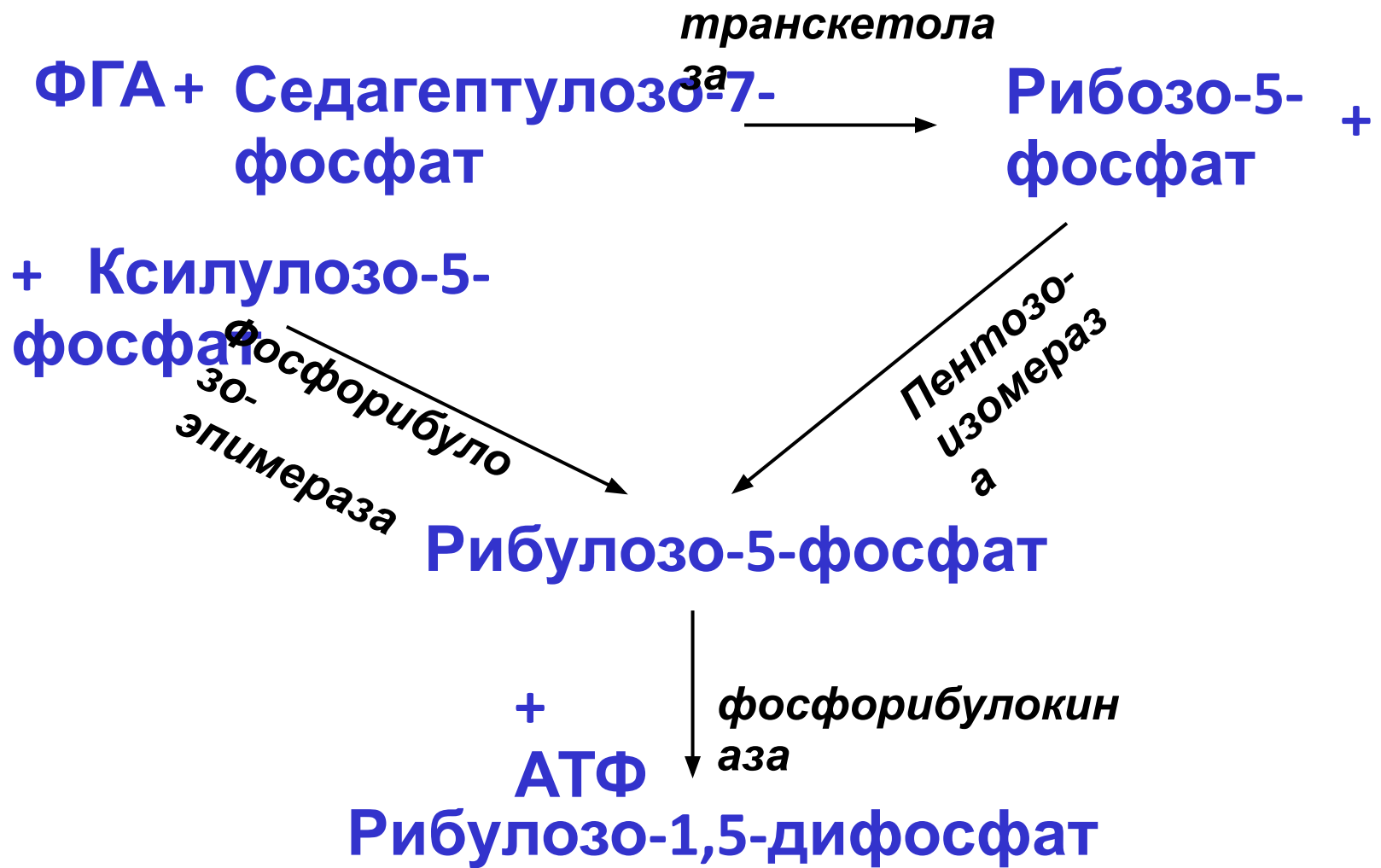
седогептулозодифосфатаза



Четвертый путь превращения ФГА связан с его реакцией с седагептулозо-7-фосфатом с образованием равных (эквимольных) количеств рибозо-5-фосфата и ксилулозо-5-фосфата.

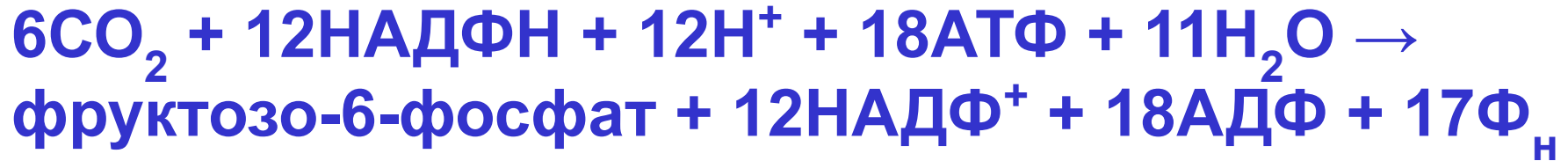
Ксилулозо-5-фосфат эпитеризуется (Фосфоррибулозо-эпитеризаза),
а рибозо-5-фосфат изомеризуется (РФ-изомеризаза, другое название – пентозоизомеризаза)
до рибулозо-5-фосфата,

последняя фосфорилируется за счет АТФ (фермент фосфоррибулокиназа) и образуется рибулозо-1,5-дифосфат – первичное соединение цикла Кальвина (акцептор CO_2).



Фруктозо-6-фосфат – очень важный сахар, образующийся в цикле Кальвина.

Суммарное выражение его образования:



Примерный энергетический расчет:

18 молекул АТФ содержат около 140 ккал и 12 НАДФН ~ 615 ккал. Итого около 755 ккал энергии затрачивается на суммарный цикл.

В гексозах запасается около 670 ккал/моль.

Таким образом КПД ($670 / 755 \times 100$) составляет около 90 %.
Т.е. 10 % энергии растрачивается на поддержание цикла.

Цикл Кальвина можно условно подразделить на три фазы:

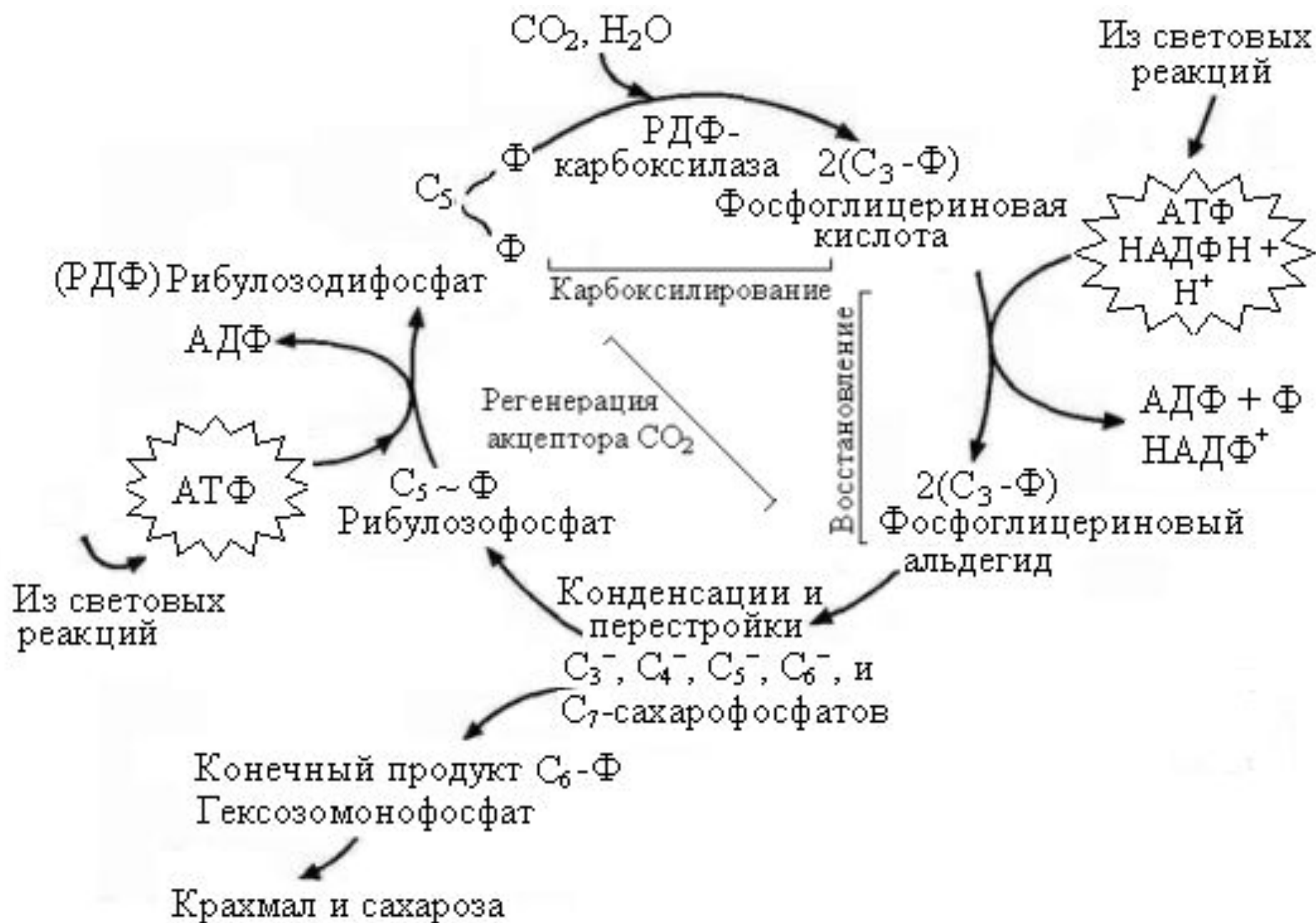
- карбоксилирующую: $\text{РДФ} + \text{CO}_2 \rightarrow 2\text{ФГК}$;**
- восстановительную: $\text{ФГК} \rightarrow \text{ФГА}$;**
- регенерирующую: $\text{ФГА} \rightarrow \text{РДФ}$.**

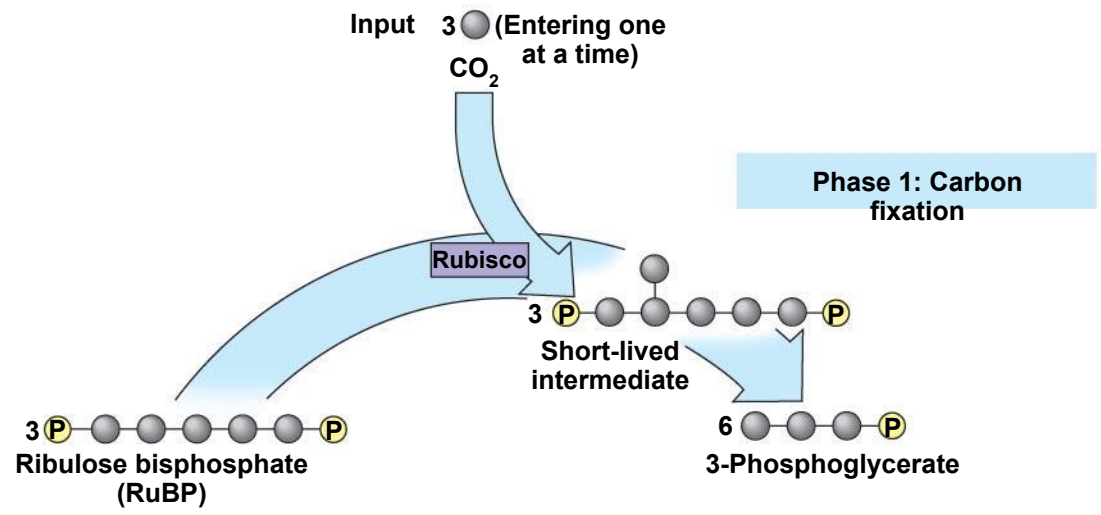
Примерно одна из 6 молекул ФГА покидает цикл и используется для синтеза полисахаридов.

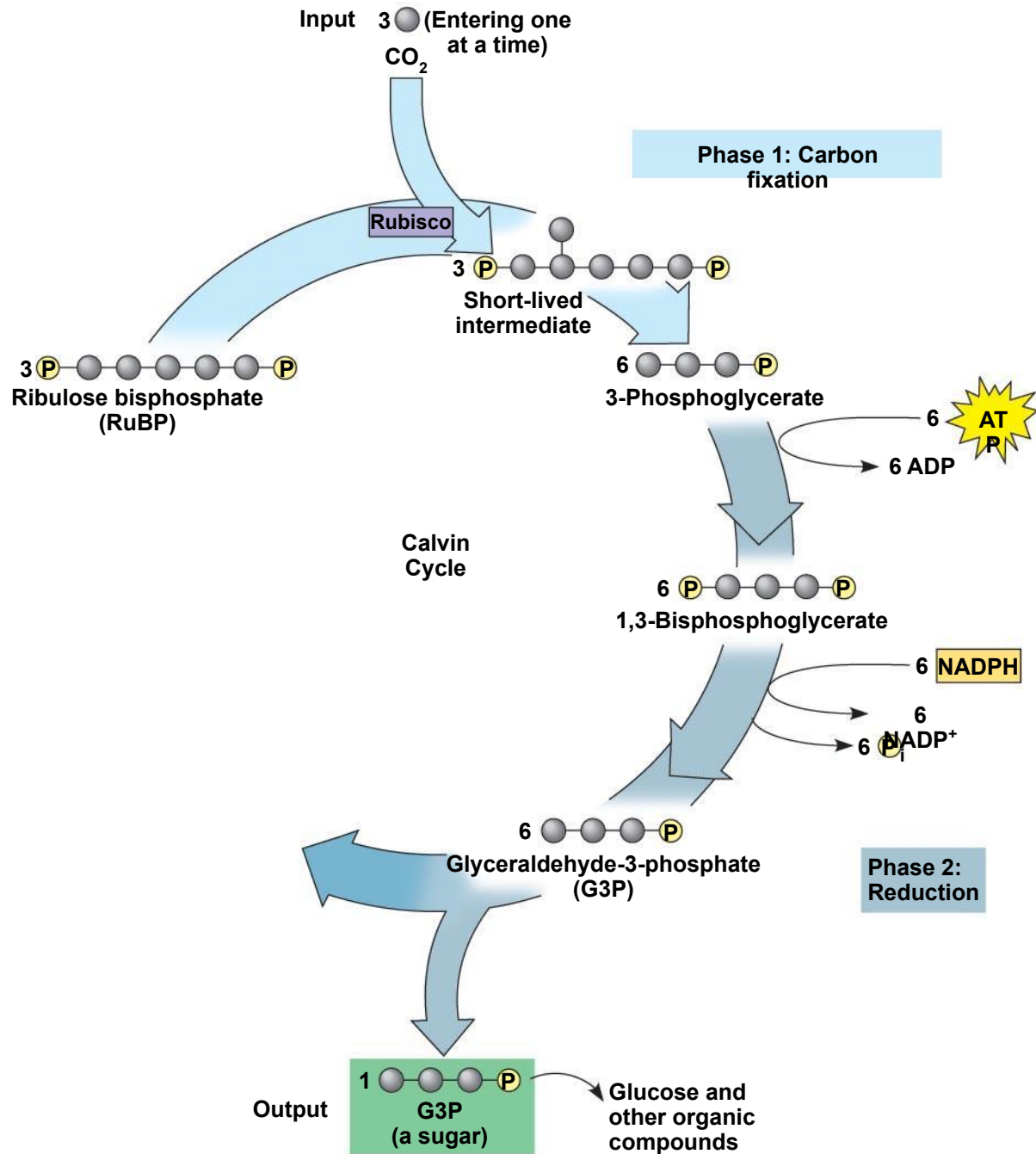
Остальные пять молекул обратно превращаются в 3 молекулы рибулозо-1,5-дифосфата (акцептора CO_2).

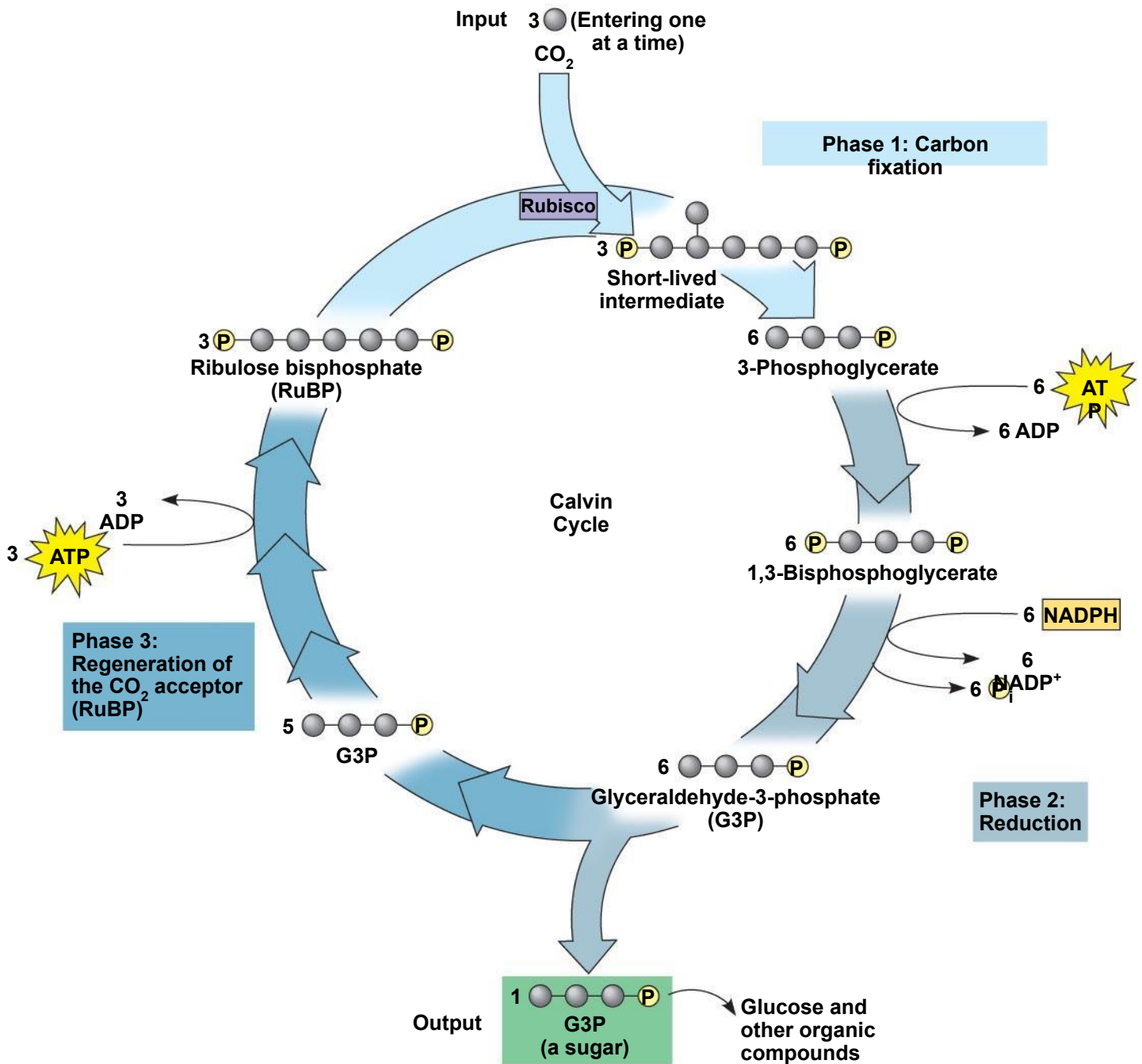
По названию первичного продукта цикла Кальвина – ФГК (3 атома С) он получил название

C_3 -цикла ассимиляции CO_2





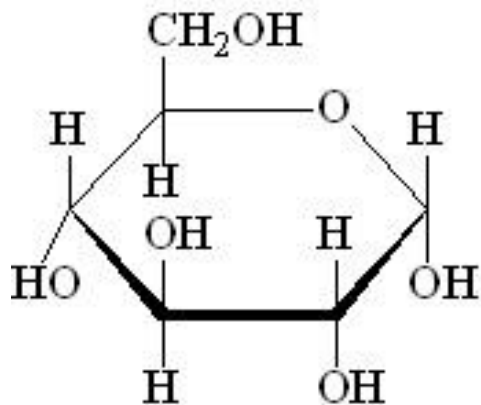




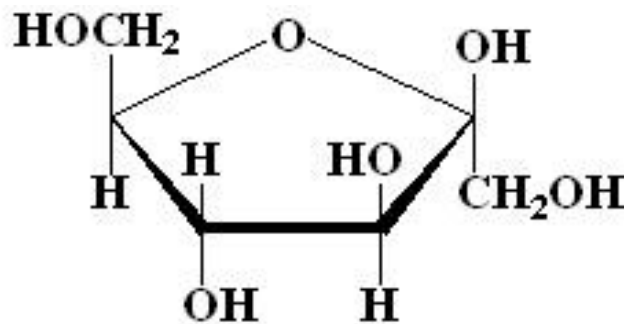
Цикл Кальвина (C_3) восстановления CO_2 до полисахаридов локализован в строме хлоропластов.

Там же локализован и биосинтез крахмала из образованных в них гексозофосфатов.

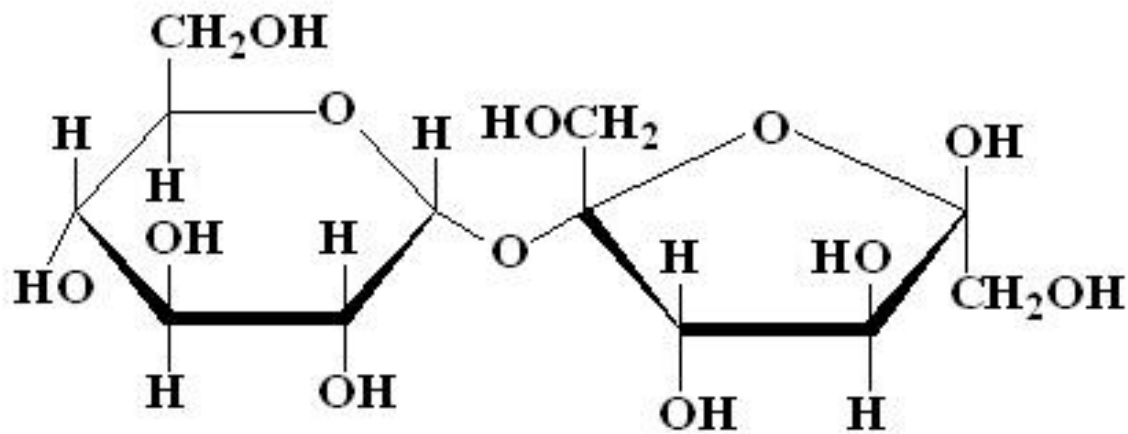
Наиболее обильный сахар клетки – это сахароза. Он синтезируется из Ф-6-Ф, который образуется из ФГА и ФДА в цитоплазме, вернее в её слое, непосредственно прилегающем к наружной мембране хлоропласта. ФГА и ФДА, по сравнению с другими сахарами C_3 -цикла (пентозами и гексозами) легче транспортируются через мембраны хлоропластов.



глюкоза



фруктоза



сахароза

C₂-цикл или Фотодыхание

(поглощается кислород, поэтому называется «дыханием»)

Фотодыхание – это процесс, в котором

рибулозодифосфаткарбоксилаза

(РДФ-карбоксилаза – «Рубиско») присоединяет к

рибулозо-1,5-дифосфату (РДФ) кислород, а не CO₂.

Т.е. этот фермент ведет себя как ОКСИГЕНАЗА

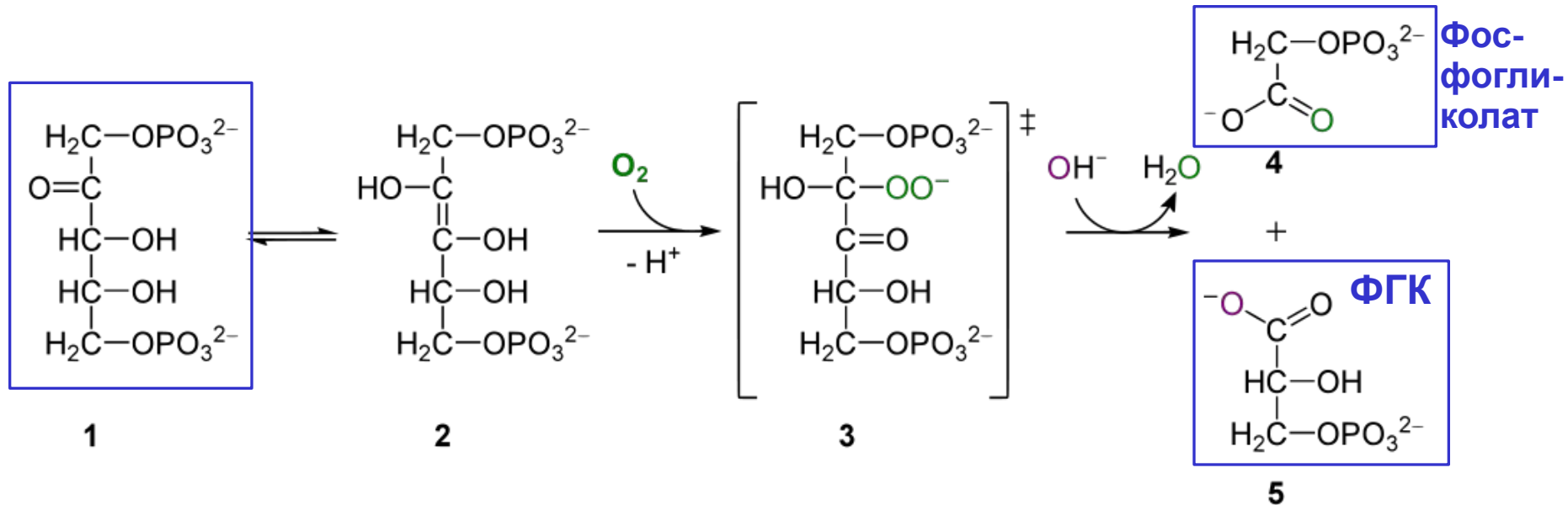
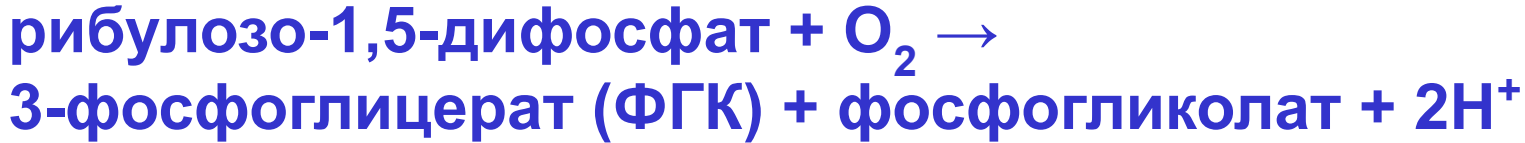
и катализирует первую реакцию фотодыхания.

Фотодыхание снижает эффективность фотосинтеза у C₃-растений (до 25%). Наиболее часто наблюдается при засухе, когда устьица закрыты. Также возрастает с ростом температуры. Часто приводит к потере не только углерода, но и азота в виде иона аммония.

Рубиско имеет намного большее сродство к CO₂, чем к O₂, однако, концентрация растворенного CO₂ при интенсивном фотосинтезе может становиться очень низкой (CO₂ и так совсем немного в атмосфере – 0,039% на объем, в отличие от кислорода).

C₂-цикл или Фотодыхание

1. Начальная (оксигеназная) реакция; фермент – «Рубиско»



ФГК возвращается обратно в цикл Кальвина, а фосфогликолат метаболизируется с участием пероксисом и митохондрий.

«-рат» на конце слова означает остаток кислоты и часто используется для обозначения кислоты – например, фосфоглицерат и фосфоглицериновая кислоты – одно и то же.

C₂-цикл или Фотодыхание

2. Дефосфорилирование фосфокликолата;

фермент – фосфогликолат фосфатаза



Транспортная реакция А: Гликолат переносится через 2 мембраны хлоропласта и одиночную мембрану пероксисомы внутрь пероксисомы;

фермент – кликолат-глицерат транслокатор

3. Окисление гликолата до глиоксилата растворенным кислородом; фермент – гликолат оксидаза



4. Переаминирование (аминирование глиоксилата за счет дезаминирования глутамата); фермент – глутамат-глиоксилат аминотрансфераза.



C₂-цикл или Фотодыхание

Транспортная реакция Б-1:

**глицин переносится через одиночную мембрану пероксисомы и 2 мембраны митохондрии внутрь митохондрии;
фермент – транслокатор аминокислот**

5. Декарбоксилирование глицина;

фермент – глицин-декарбоксилазный комплекс



Транспортная реакция Б-2:

**серин переносится обратно в пероксисому, проходя через 2 мембраны митохондрии и одиночную мембрану пероксисомы;
фермент – транслокатор аминокислот**

6. Дезаминирование серина (он превращается в пируват):

фермент – серин-глиоксилат аминотрансфераза



C₂-цикл или Фотодыхание

7. Восстановление пирувата (до глицерата):

фермент – пируват-редуктаза



Транспортная реакция А-2:

**глицерат переносится обратно в хлоропласт, проходя через
одинокую мембрану пероксисомы и 2 мембраны хлоропласта;
фермент – транслокатор аминокислот**

8. Фосфорилирование глицерата:

ферменты – глицерат-киназа



C₂-цикл или Фотодыхание

9. Детоксификация перекиси водорода;

фермент – каталаза



Транспортная реакция В:

2-оксоглутарат переносится обратно в хлоропласт, проходя через одиночную мембрану пероксисомы и 2 мембраны хлоропласта;

фермент – малата-глутамат/2-оксо-глутарат транслокатор

10. Фосфорилирование оксоглутарата;

фермент – глутамат синтаза и глутамин-синтета



Photorespiration

Enzymes

- 1 RubisCO
- 2 Phosphoglycolate phosphatase
- 3 Glycolate oxidase
- 4 Glutamate-Glyoxylate aminotransferase
- 5 Glycine decarboxylase complex
- 6 Serin-Glyoxylate aminotransferase
- 7 Pyruvate reductase
- 8 Glycerate kinase
- 9 Catalase
- 10 Glutamate synthase & Glutamine synthetase

Translocators

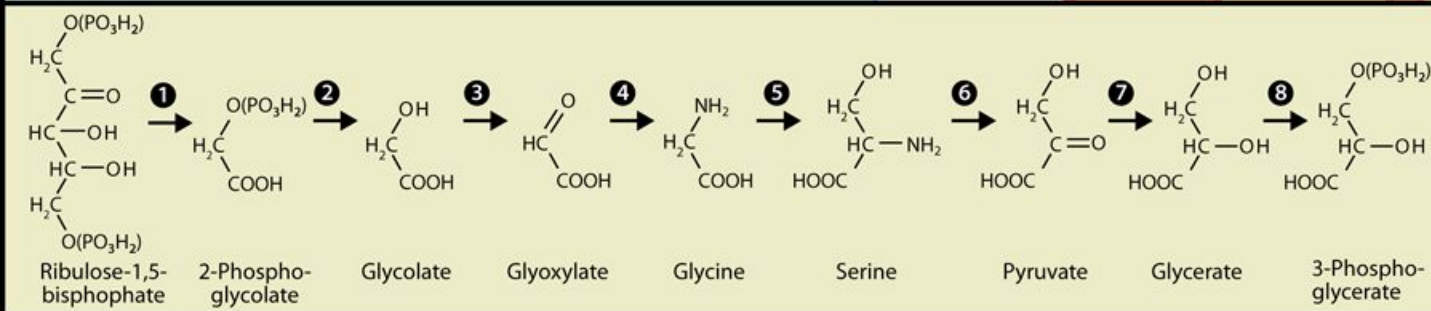
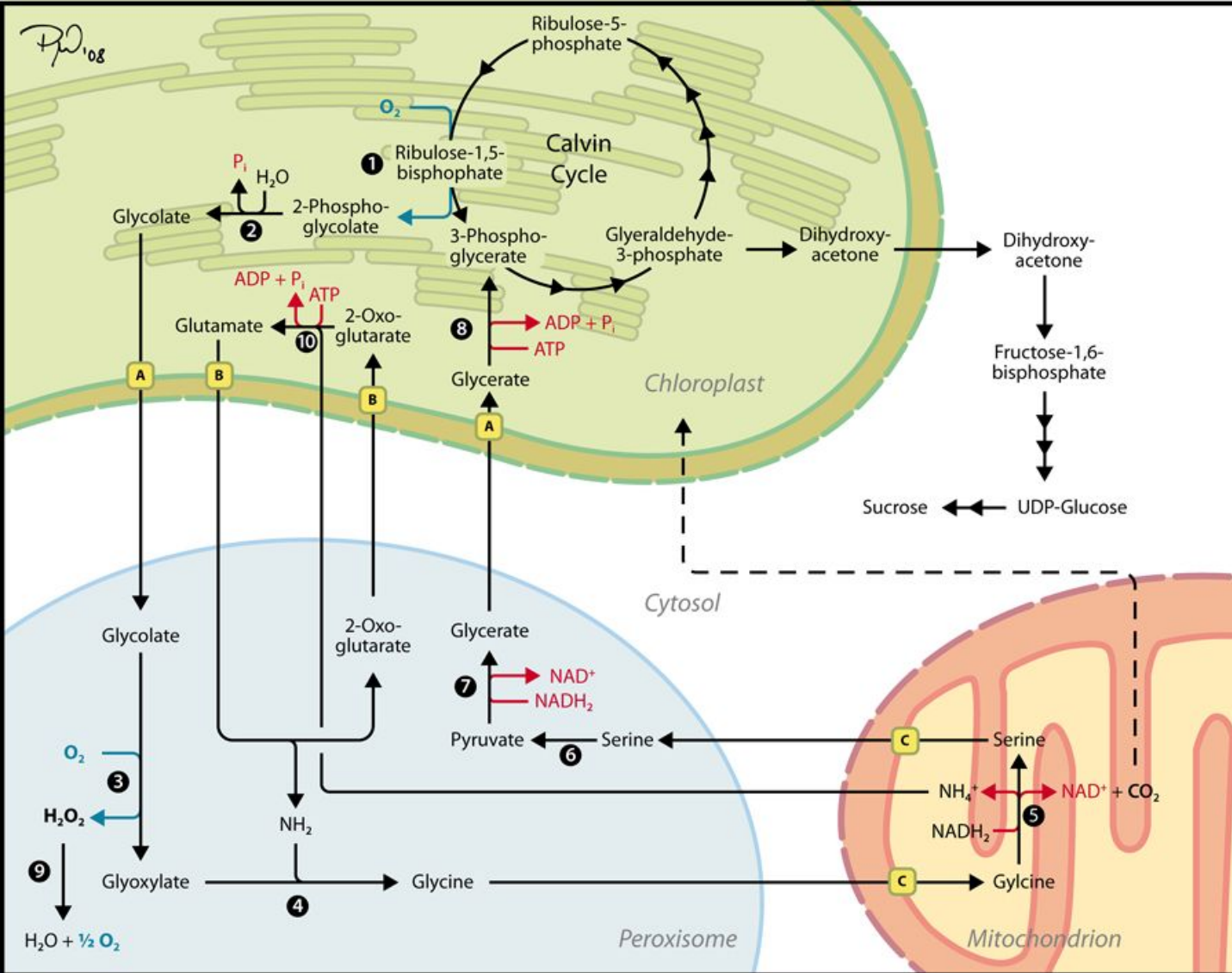
- A Glycerate-Glycolate translocator
- B Malate-Glutamate/2-Oxoglutarate translocator
- C Amino acid translocator

Abbreviations

- P_i / (PO_3H_2) Phosphate
 ATP/ADP Adenitri/diphosphate
 NADH₂ Nicotinamide adinine dinucleotide
 NH₄⁺ Ammonium
 NH₂ Amino group
 H₂O₂ Hydrogen peroxide
 RubisCO Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase

Not drawn to scale! Enzymes and some compounds not directly involved in photorespiration are omitted for clarity.

Buchanan BB, Grissem W, Jones RL (2000). Biochemistry and Molecular Biology of Plants. Am Soc Plant Phys (Rockville).



Цикл Хетча – Слэка – Карпилова (C₄-цикл)

Цикл Кальвина – основной, но не единственный путь восстановления CO₂.

Так, советский ученый Ю. Карпилов и австралийские ученые М. Хетч и К. Слэк выявили, что у некоторых растений, главным образом тропических и субтропических, таких как кукуруза, сахарный тростник, сорго и другие, основная часть меченного углерода (¹⁴CO₂) уже после нескольких секунд фотосинтеза обнаруживается не в фосфоглицериновой кислоте, а в щавелево-уксусной (ЩУК), яблочной (ЯК) и аспарагиновой (АК) кислотах.

В этих кислотах можно обнаружить в первые секунды до 90 % поглощенного $^{14}\text{CO}_2$. Через 5–10 минут метка появлялась в фосфоглицериновой кислоте, а затем в фосфоглицериновых сахарах.

Так как эти органические кислоты содержат 4 атома углерода, то такие растения начали называть C_4 -растениями в отличие от C_3 -растений, в которых радиоуглеродная метка появляется прежде всего в ФГК.

Это открытие положило начало серии исследований, в результате которых подробно был изучен химизм превращения углерода в фотосинтезе в C_4 -растениях.