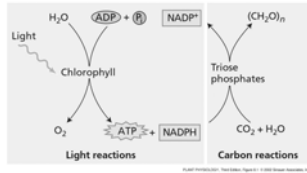


三. 碳素的同化 (CO₂ assimilation)

定义：
指利用光反应产生的ATP、NADPH，在一系列酶的参与下固定CO₂并把CO₂还原成为有机物的过程。



部位：
叶绿体基质中(某些反应在细胞质中进行)

途径：

1. C3 pathway—Calvin cycle
2. C4 pathway—Hatch-Slack pathway
3. CAM pathway

注：C4途径和CAM途径只起暂时固定CO₂的作用，最后都要经Calvin循环才能形成光合产物

(一) C3途径—Calvin cycle

M. Calvin的成功之处：



1. 研究方法：
 - 1) 同位素示踪技术(C₁₄)的应用，开始时只有C₁₁，半衰期仅20min，后来Ruben和Kamen 1940年发现C₁₄，半衰期长达5730年。
 - 2) 纸层析技术(双向层析)
2. 材料：小球藻Chlorella (单细胞，易于操作，具代表性)
3. 强大的工作集体和不懈的努力
自1945年起，M. Calvin, A. Benson纠集300多人，用了近10年时间，用了5吨滤纸，弄清了这一循环。获得1961年Nobel Prize。



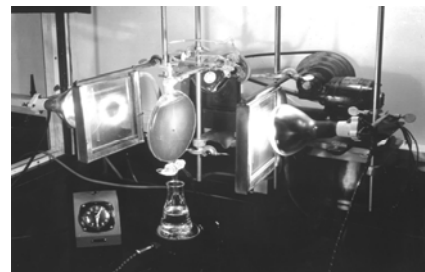
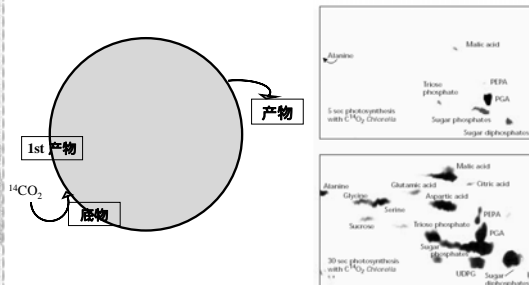
The Nobel Prize in Chemistry 1961

"for his research on the carbon dioxide assimilation in plants"



USA
University of California
Berkeley, CA, USA
b. 1911
d. 1997

Calvin 的思路：

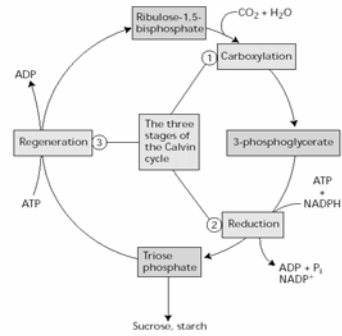


Calvin的实验装置

Note:

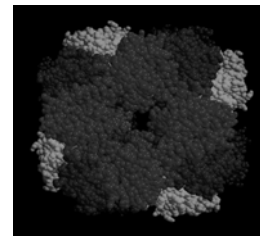
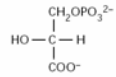
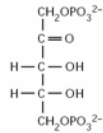
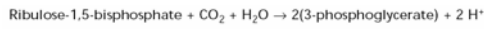
- 其 C3 pathway is also called
- 其 Calvin cycle
- 其 Calvin-Benson-Bassham cycle
- 其 PCR cycle (Photosynthetic Carbon Reduction cycle)

Calvin 循环共分为羧化(carboxylation)、还原(reduction)和更新(regeneration)三个阶段



1. 羧化阶段：Carboxylation

- 1) 底物：1,5-二磷酸核酮糖 (RuBP)；是一个五碳糖，因此Calvin循环又叫还原戊糖磷酸途径：RPPP。
- 2) 羧化酶：RuBP羧化酶 (RuBPCase or Rubisco)
- 3) 最初产物：含3个C的3-磷酸甘油酸 (故称C3途径)
- 4) 反应： $RuBP + CO_2 + H_2O \rightarrow 2\text{PGA}$

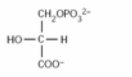


Rubisco的结构 (L₈S₈)，红色的是小亚基 (14kD)，由细胞核DNA编码；蓝色和绿色的是大亚基 (56kD)，由叶绿体DNA编码。Rubisco是植物界最丰富的蛋白质。

2. 还原阶段：Regeneration



2. 3-Phosphoglycerate kinase
3-Phosphoglycerate + ATP → 1,3 bisphosphoglycerate + ADP



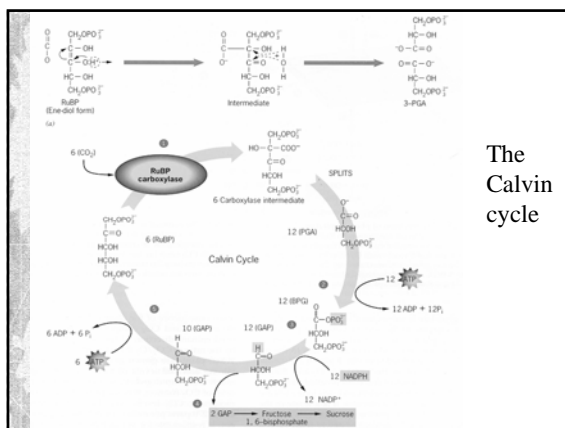
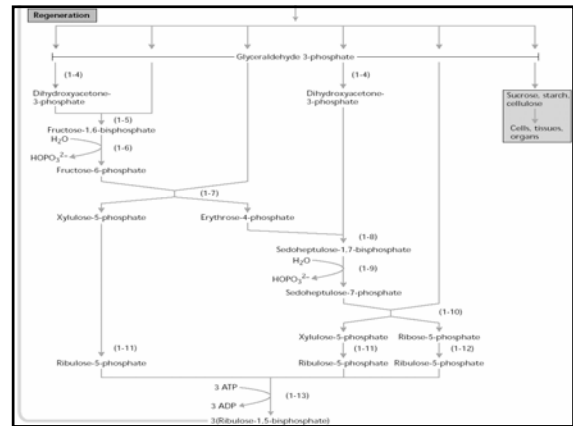
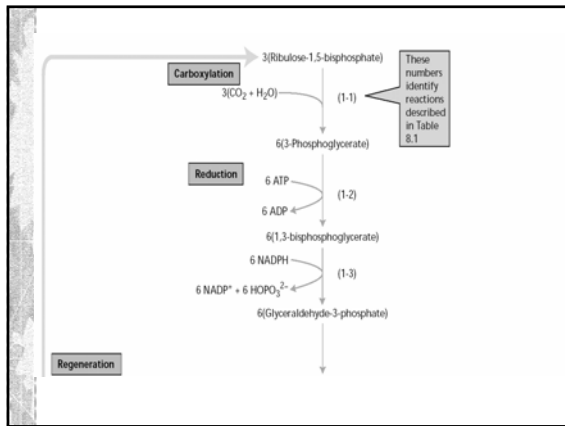
3. NADP-glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase
1,3-Bisphosphoglycerate + NADPH + H⁺ → glyceraldehyde-3-phosphate + NADP⁺ + HOPO₃²⁻



生成的GAP及由它异构生成的磷酸二羟基丙酮 (DHAP) 称为磷酸丙糖，一部分用于底物的更新，另一部分用于合成淀粉、蔗糖等光合产物。

3. 更新阶段 Regeneration

指GAP经过一系列反应重新生成RuBP，以进入下一轮循环。



The Calvin cycle

Calvin 循环总反应式：
 $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{RuBP} + 18\text{ATP} + 12\text{NADPH}$
 $12\text{GAP} + 12\text{NADP} + 18\text{ADP} + 18\text{P}_i$
 能量转换率在90%左右。

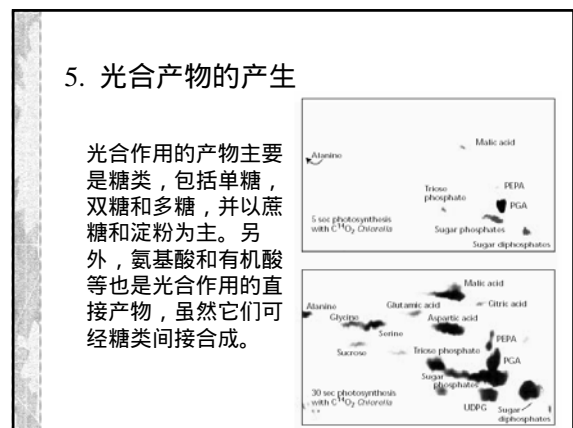
4. Calvin 循环的调节

光的调节
 Rubisco在暗中失活，在光下才有活性；GAP - 脱氢酶、FDP - 磷酸酶、景天庚酮糖 - 1,7 - 二磷酸磷酸酶及核酮糖 - 5 - 磷酸激酶的活性也受光的影响。

pH值的调节
 在光下，质子由叶绿体基质泵到是类囊体腔内，基质pH由7增加到8，而Rubisco在这pH<7.2时失活，在8时活性最高，其它酶的活性在pH8时也很高。

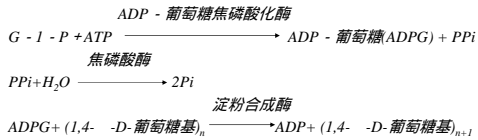
Mg的调节
 在光下，质子由叶绿体基质泵到是类囊体腔内，而Mg由类囊体内运到基质中，Rubisco等酶需Mg做活化剂。

pi的调节
 叶绿体膜上的磷酸/磷酸丙糖转运器把磷酸丙糖运出叶绿体的同时把细胞液中的磷酸运回叶绿体，保证pi的供应。



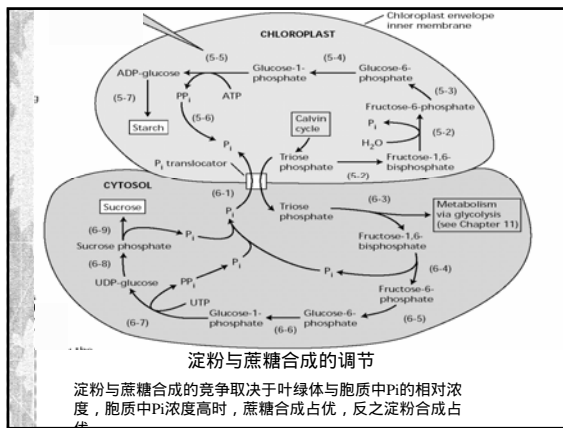
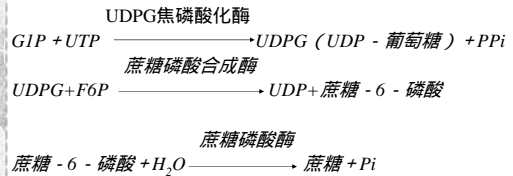
叶绿体中淀粉的合成

淀粉是在叶绿体内合成的。当 Calvin cycle 形成磷酸丙糖 (GAP 和 DHAP)，可沿糖酵解的逆途径先后合成 FDP、F-6-P、G-6-P、G-1-P，而后由 G-1-P 合成淀粉：



细胞质中蔗糖的合成

蔗糖是在细胞质中合成的。叶绿体中形成的磷酸丙糖，通过位于叶绿体膜上的磷酸/磷酸丙糖转运器而运往细胞质中，磷酸丙糖先后经 FDP、F6P、G6P、G1P、UDP-葡萄糖、蔗糖-6-磷酸，最后形成蔗糖并释放出磷酸，而磷酸再经磷酸/磷酸丙糖转运器而运回叶绿体：



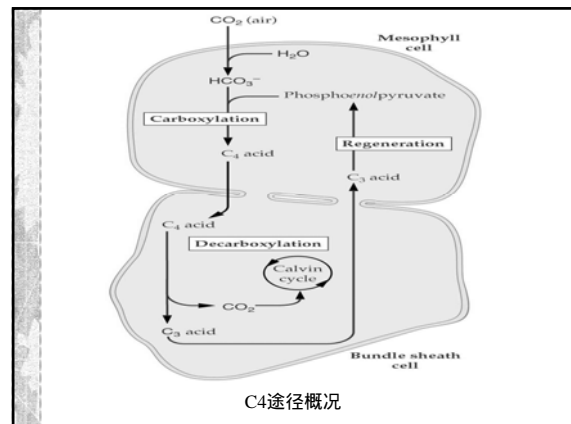
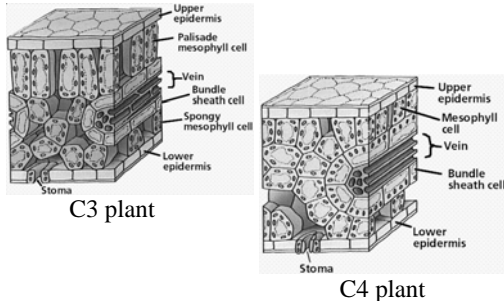
(二) C4途径

C4途径是在上世纪60年代发现的一些起源于热带的作物，如玉米、甘蔗、高粱等，其光合C固定的最初产物不是3个C的PGA，而是含4个C的草酰乙酸OAA，因此称为C4途径，又叫Hatch-Slack Pathway。

C4植物有约2000种，分布于20多个科中。



进行C4途径光合的植物有独特的叶片维管束结构：

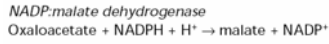


■ C4途径分下面几步：

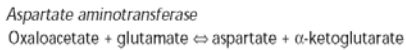
1. 羧化：

- 1) 部位：叶肉细胞的细胞液中
- 2) 底物：磷酸烯醇式丙酮酸 PEP
- 3) 酶：PEPCase
- 4) 最初产物：草酰乙酸 OAA
- 5) 反应： $PEP + HCO_3^- \xrightarrow{PEPCase} OAA + Pi$

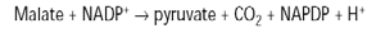
形成OAA后，迅速转化为苹果酸 Mal(在叶绿体内进行)



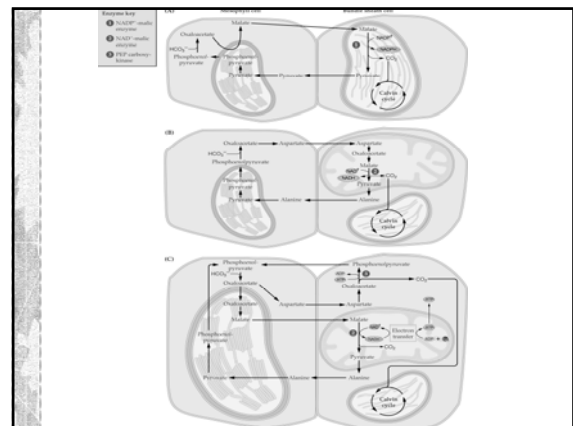
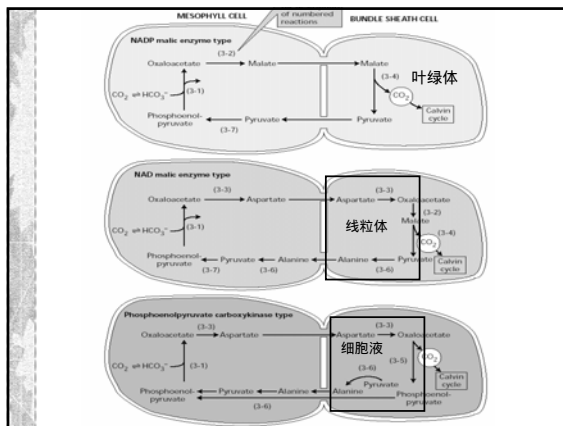
而在有些植物中，OAA转变为Asp



2. 穿梭：Mal, Asp从叶肉细胞转入维管束鞘细胞。
3. 脱羧：C4酸在维管束鞘细胞的不同部位脱下CO₂，又生成C3酸。

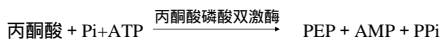


根据脱羧类型的不同可把C4植物分为三种类型。



4. 再固定：脱下的CO₂进入鞘细胞的叶绿体，进入Calvin循环。
5. 底物的更新

脱羧后形成的C3酸再形成PEP，进入下一轮循环。



小结：C4途径的特征

1. C4途径的原初受体是PEP，羧化酶为PEPCase。
2. 进行反应的部位为叶肉细胞和维管束鞘细胞。
3. 此途径只能暂时固定CO₂，不能形成终产物。
4. 它需要更多的能量：C3植物固定1CO₂需2NADPH和3ATP；C4植物需2NADPH和5ATP
5. 但C4植物光合效率比C3植物具更强的光合效率，更适合干旱、高温等环境。

■ C4途径的调节

1. 光可激活苹果酸脱氢酶和丙酮酸磷酸双激酶，而暗中则钝化之。
2. Mal, Asp抑制PEPCase的活性，而G6P则增强之。
3. Mg^{2+} 、 Mn^{2+} 等二价阳离子是C4植物脱羧酶的活化剂。

(三) CAM途径

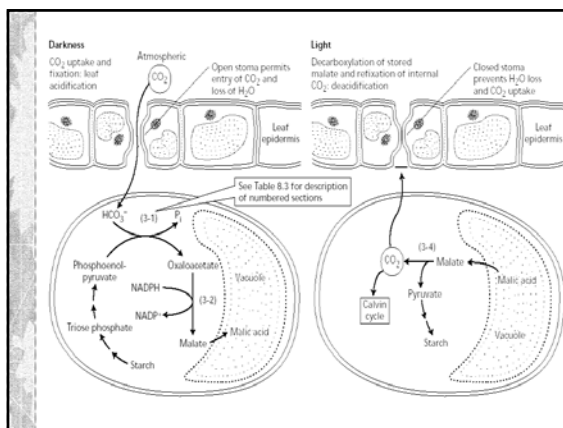
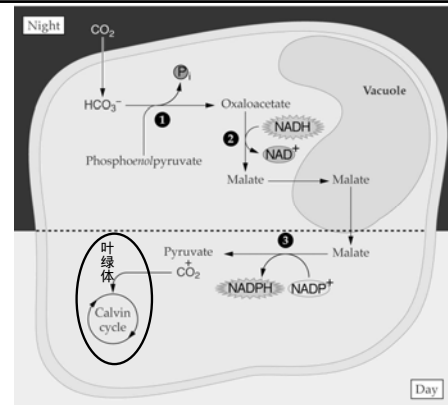
一些植物如景天、菠萝、仙人掌、伽蓝菜等植物、其气孔晚上开放，吸入 CO_2 ，在细胞液中与PEP结合形成OAA，OAA转变成Mal贮存于液泡中，白天气孔关闭，液泡中的Mal又运回细胞液，脱羧放出 CO_2 进入叶绿体，加入Calvin循环。丙酮酸形成的淀粉，又可生成PEP而进入下一轮循环。



pineapple



cactus



CAM途径小结

- CAM植物晚上有大量有机酸合成，酸度上升，而白天有机酸消耗，酸度变小，但糖分增多。
- CAM植物适应于干旱生境：白天干燥、气孔关闭以节约水分；晚上湿度略高，气孔张开以吸入 CO_2 。
- CAM途径同C4途径一样，都是以PEP为底物，都要经过两次羧化，都需PEPCase和RuBPCase。
- CAM植物与C4植物的区别在于：C4植物 CO_2 的最初固定和光合产物的形成在不同类型的细胞中进行，最初固定发生在叶肉细胞的细胞液中，最后固定发生在鞘细胞的叶绿体中，而CAM植物的二次羧化发生在同一细胞中，只是在时间上分开，初始固定在晚上，最终固定在白天。
- 因CAM植物的光反应与暗反应的一部分(初始固定)在时间上是分开的，因此影响光合效率，其光合效率是最低的。

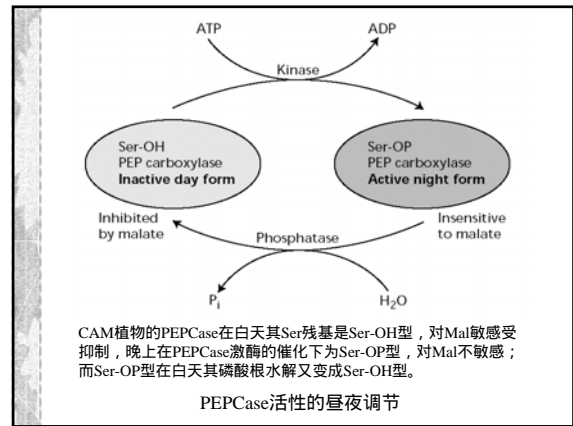
■ CAM途径的调节

1. 短期调节：

■ CAM植物夜晚气孔开放，固定CO₂，白天气孔关闭，放出CO₂，这样既可进行光合，又可减少水分损失。与此相对应，羧化酶在夜晚有活性，而脱羧酶在白天有活性。

2. 长期调节：

■ 在长期干旱时，一些兼性CAM植物如冰叶日中花以CAM途径固定CO₂，而在水分充足时则以C3途径固定CO₂。



三条同化途径的比较

植物种类	C同化途径	CO ₂ 受体	最初产物	羧化酶	羧化场所
C3	C3	RuBP	PGA	RuBPCase	叶肉细胞 叶绿体
C4	C4	PEP	OAA	PEPCase	叶肉细胞 细胞质
	C3	RuBP	PGA	RuBPCase	鞘细胞的 叶绿体
CAM	CAM	PEP	OAA	PEPCase	细胞质
	C3	RuBP	PGA	RuBPCase	叶绿体