

12) Реакции гликолиза.

Основные реакции цикла Кребса, глиоксилатный шунт.

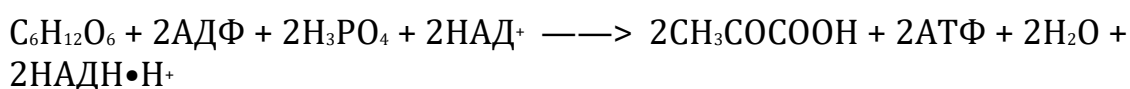
Цикл Кальвина. RuBisCo и пируваткарбоксилаза для фиксации CO₂.

Различия C3 и C4 фотосинтеза.

Процесс гликолиза его реакции, аэробный и анаэробный (Таблица, схема)

Гликолиз - процесс окисления глюкозы, при котором из одной молекулы глюкозы образуются две молекулы пировиноградной кислоты, не является мембранозависимым процессом. Он происходит в цитоплазме. Однако ферменты гликолиза связаны со структурами цитоскелета. Суть гликолиза состоит в том, что молекула глюкозы (C₆H₁₂O₆) без участия кислорода распадается на две молекулы пировиноградной кислоты (CH₃COCOON). При этом окисление идет за счет отщепления от молекулы глюкозы четырех атомов водорода, связывающихся со сложным органическим веществом НАД с получением двух молекул НАД•Н. Выделяющаяся при этом энергия запасается (40% от общего количества) в виде макроэргических связей двух молекул АТФ. 60% энергии выделяется в виде тепла. При последующем окислении НАД•Н получается еще 6 молекул АТФ. Таким образом, полный энергетический выход гликолиза в анаэробных условиях составляет 8 молекул АТФ.

Аэробный процесс гликолиза (10 реакций), уравнение (с образованием пирувата):



Анаэробный процесс гликолиза (11 реакций), уравнение (с образованием лактата):

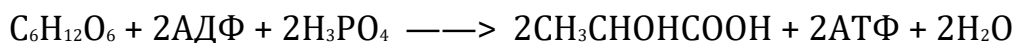
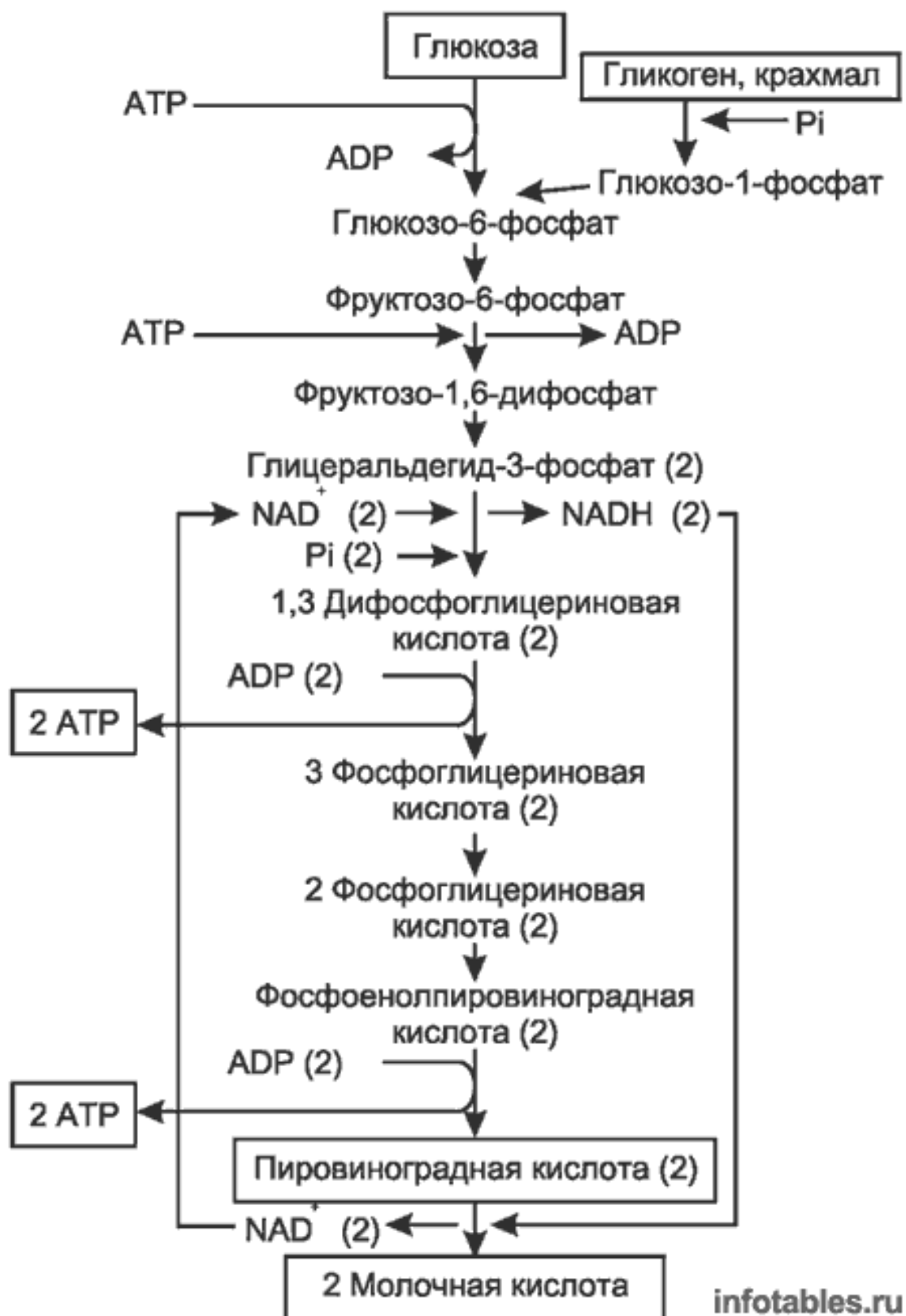


Схема процесса гликолиза и его реакции



На схеме в рамках обозначены исходные субстраты и конечные продукты гликолиза, цифрами в скобках - число молекул.

АТР (АТФ) - это аденозинтрифосфорная кислота, универсальный источник энергии

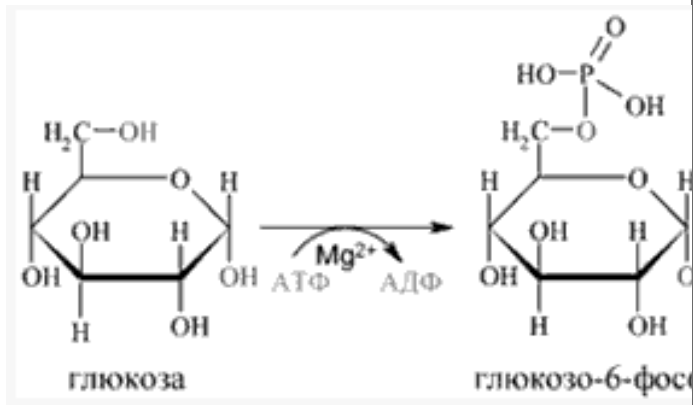
АДР (АДФ) - это аденозиндифосфат, нуклеотид, участвует в энергетическом обмене

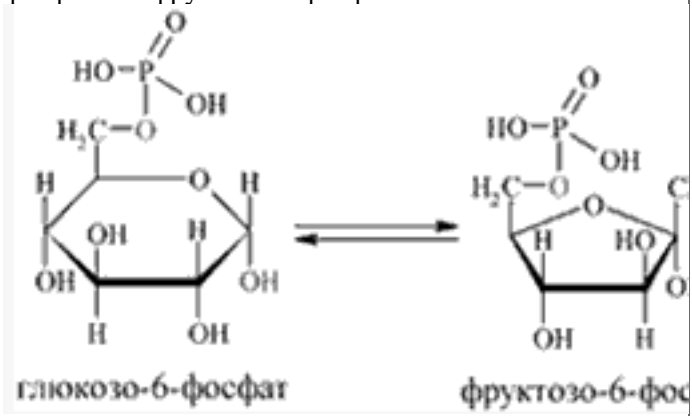
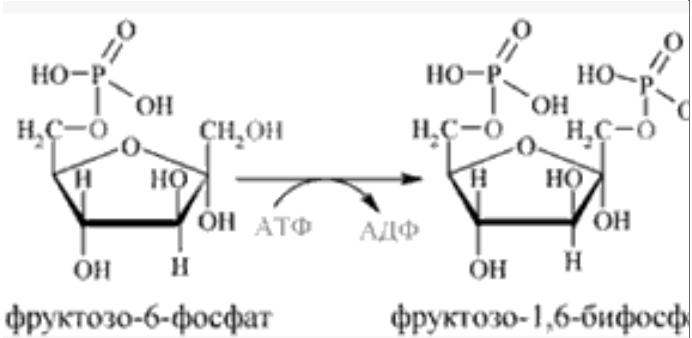
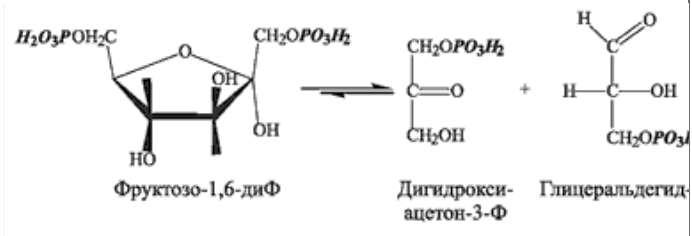
NAD (НАД) - никотинамидадениндинуклеотидфосфата

NADH (НАД•Н) - восстановленная форма NAD



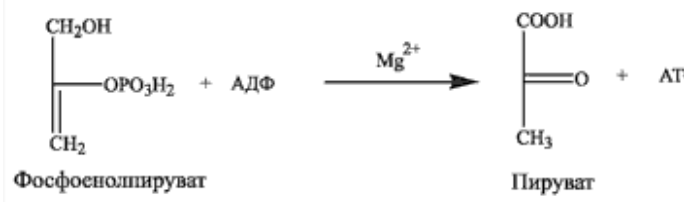
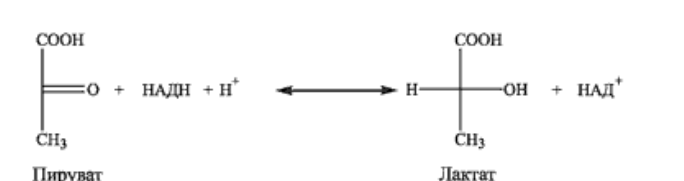
Таблица процесс гликолиза его реакции

Для распада и частичного окисления молекулы глюкозы требуется протекание 11 сложных последовательных реакций.

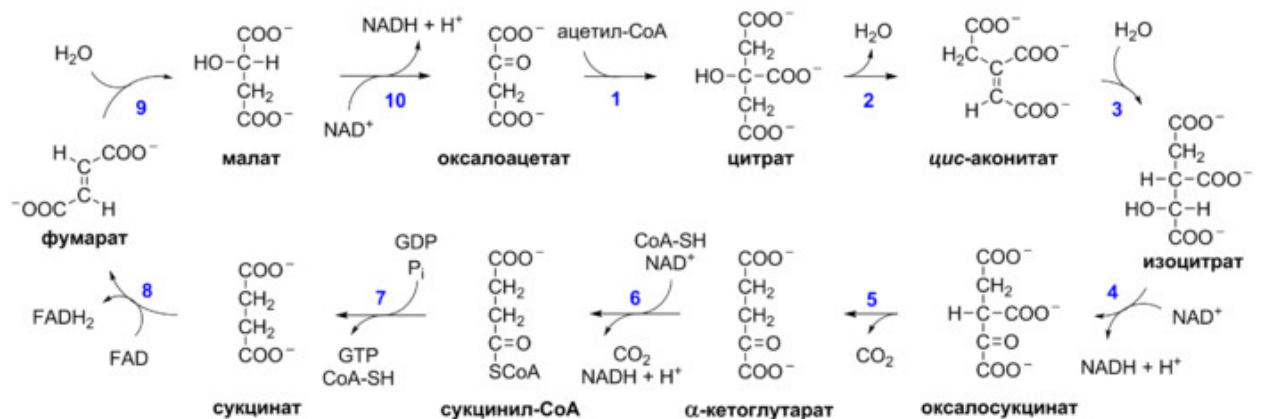
Реакции гликолиза	Ход реакций	Ферменты, Активаторы, ингибиторы
<p>Подготовительная стадия гликолиза</p> <p>Стадия активации глюкозы проходит в 5 реакций, в ходе которых 1 молекула гексозы (глюкозы) расщепляется на 2 молекулы триоз-глицеральдегидфосфата</p>		
1. Необратимая реакция фосфорилирования глюкозы	<p>Процесс гликолиза начинается с фосфорилирования глюкозы за счет АТФ - первая реакция. Это первая пусковая реакция гликолиза. Ее результатом является глюкозо-6-фосфат, имеющий отрицательный заряд. В гликолизе может участвовать не только глюкоза, но и другие гексозы (фруктоза), но в результате фосфорилирования и активации все равно образуется глюкозо-6-фосфат.</p>  <p>глюкоза → глюкозо-6-фосфат</p>	<p>фермент: гексокиназа</p> <p>Активаторы: АДФ, H_3PO_4.</p> <p>Ингибиторы: глюкозо-6-Ф, фосфоенолпируват.</p>
2. Обратимая реакция изомеризации глюкозо-6-фосфата	Во второй реакции происходит изомеризация (внутримолекулярные перестройки) глюкозо-6-	фермент: глюкозо-6-фосфатизомераза

	<p>фосфата во фруктозо-6-фосфат.</p>  <p>глюкозо-6-фосфат фруктозо-6-фос</p>	
<p>3. Необратимая реакция фосфорилирования фруктозо-6-фосфата (ключевая стадия гликолиза)</p>	<p>В третьей реакции происходит фосфорилирование (присоединение остатка ортофосфорной кислоты) фруктозо-6-фосфата с образованием фруктозо-1,6-дифосфата. При этом затрачивается еще одна молекула АТФ (уже вторая) - это вторая пусковая реакция гликолиза. Она идет в присутствии Mg^{2+} и является необратимой, так как сопровождается масштабным уменьшением свободной энергии.</p>  <p>фруктозо-6-фосфат фруктозо-1,6-бифосф</p>	<p>фермент: фосфофруктокиназа</p> <p>Активаторы: АДФ, АМФ, H_3PO_4, K^+.</p> <p>Ингибиторы: АТФ, цитрат, НАДН.</p>
<p>4. Обратимая реакция дихотомического расщепления фруктозо-1,6-дифосфата</p>	<p>В четвертой реакции гликолиза происходит расщепление фруктозо-1,6-дифосфата на две молекулы глицеральдегид-3-фосфата.</p>  <p>Фруктозо-1,6-диФ Дигидрокси-ацетон-3-Ф Глицеральдегид-3-Ф</p>	<p>фермент: альдолаза</p>
<p>5. Обратимая реакция изомеризации дигидроксиацетона-3-фосфат в глицеральдегид-3-фосфат</p>	<p>В пятой реакции происходит изомеризация полученных триозофосфатов. На этом заканчивается первая стадия гликолиза.</p>	<p>фермент: триозофосфатизомераза</p>

	$ \begin{array}{c} \text{CH}_2\text{OPO}_3\text{H}_2 \\ \\ \text{C}=\text{O} \\ \\ \text{CH}_2\text{OH} \end{array} \rightleftharpoons \begin{array}{c} \text{H} \quad \text{O} \\ \diagdown \quad // \\ \text{C} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{OH} \\ \\ \text{CH}_2\text{OPO}_3\text{H}_2 \end{array} $ <p>Дигидроксиацетон-3-Ф Глицеральдегид-3-</p>	
<p>Стадия генерации АТФ</p> <p>Проходит в 6 реакций (или 5), в ходе которых энергия окислительных реакций трансформируется в химическую энергию АТФ (субстратное фосфорилирование).</p>		
<p>6. Окисление глицеральдегид-3-фосфата до 1,3-дифосфоглицерата (реакция гликолитической оксиредукции)</p>	<p>В шестой реакции происходит окисление альдегидной группы до карбоксильной. Выделившийся H^+ акцептируется NAD, который восстанавливается до NADH. Освобождающаяся энергия затрачивается для образования высокоэнергетической связи 1,3-бифосфоглицерата (1,3-бифосфоглицериновая кислота).</p> <p>глицеральдегид-3-фосфат 1,3-дифосфоглицерат</p>	<p>фермент: глицеральдегид-3-фосфат-дегидрогеназа</p>
<p>7. Субстратное фосфорилирование АДФ (7)</p>	<p>В седьмой реакции фосфорильная группа 1,3-бифосфоглицерата переносится на ADP, в результате чего образуется АТФ (напоминаем, что следует иметь в виду две параллельные цепи реакций, с участием двух молекул триоз, образовавшихся из одной молекулы гексозы, следовательно, синтезируется не одна, а две молекулы АТФ).</p> <p>1,3-Дифосфоглицерат 3-Фосфоглицерат</p>	<p>фермент: фосфоглицераткиназа</p>
<p>8. Реакция изомеризации 3-фосфоглицерата в 2-фосфоглицерат</p>	<p>В восьмой реакции гликолиза происходит перенос фосфатной группы с третьего атома углерода на второй. В результате образуется 2-фосфоглицерат (2-фосфоглицериновая кислота).</p>	

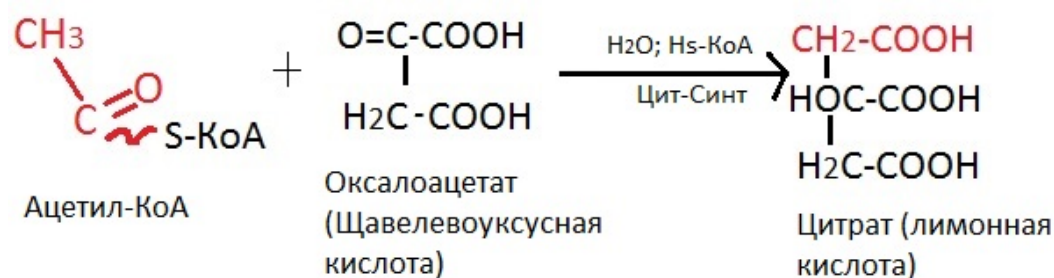
	 <p>3-Фосфоглицерат 2-Фосфоглицерат</p>	
9. Реакция енолизации	<p>Девятая реакция сопровождается внутримолекулярными окислительно-восстановительными процессами, в результате которых образуется фосфоенолпируват (фосфоенолпировиноградная кислота) с высокоэнергетической связью во втором атоме углерода и отщепляется молекула воды</p>  <p>2-Фосфоглицерат Фосфоенолпируват</p>	фермент: енолаза
10. Реакция субстратного фосфорилирования	<p>В ходе десятой реакции фосфорильная группа переносится на ADP. При этом синтезируется АТФ и пируват (пировиноградная кислота). Эта реакция также необратима, поскольку высокоэкзергонична.</p>  <p>Фосфоенолпируват Пируват</p>	фермент: пируваткиназа
11. Реакция обратимого восстановления пировиноградной кислоты до молочной кислоты (в анаэробных условиях)	<p>Если после гликолиза следует аэробное расщепление, пируват мигрирует в матрикс митохондрий, где, взаимодействуя с коэнзимом-А, участвует в образовании ацетил-СоА. В анаэробных условиях пируват при участии NADH восстанавливается до лактата (молочной кислоты), который при этом является конечным продуктом гликолиза. Затем в аэробных условиях лактат может обратно превратиться в пируват и окислиться в митохондриях.</p>  <p>Пируват Лактат</p>	фермент: лактатдегидрогеназа

ЦИКЛ КРЕБСА ОСНОВНЫЕ РЕАКЦИИ



Первая реакция

Ацетил-КоА и Оксалоацетат соединяются и превращаются в цитрат, то есть в **лимонную кислоту**.

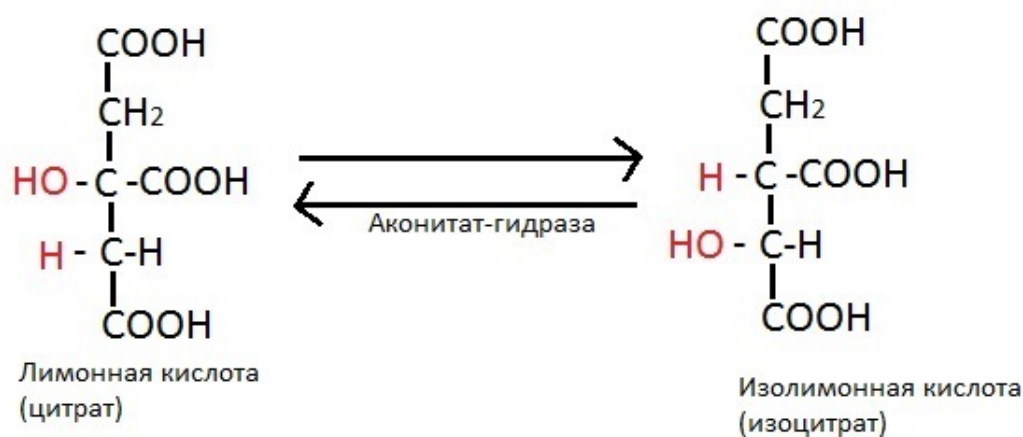


Вторая реакция

Теперь берём лимонную кислоту и превращаем её **изолимонную кислоту**. Другое название этого вещества — **изоцитрат**.

На самом деле, эта реакция идёт несколько сложнее, через промежуточную стадию — образование **цис-аконитовой кислоты**. Но я решил упростить, чтобы вы лучше запомнили. При необходимости вы сможете добавить сюда недостающую ступень, если будете помнить всё остальное.

По сути, две функциональные группы просто поменялись местами.

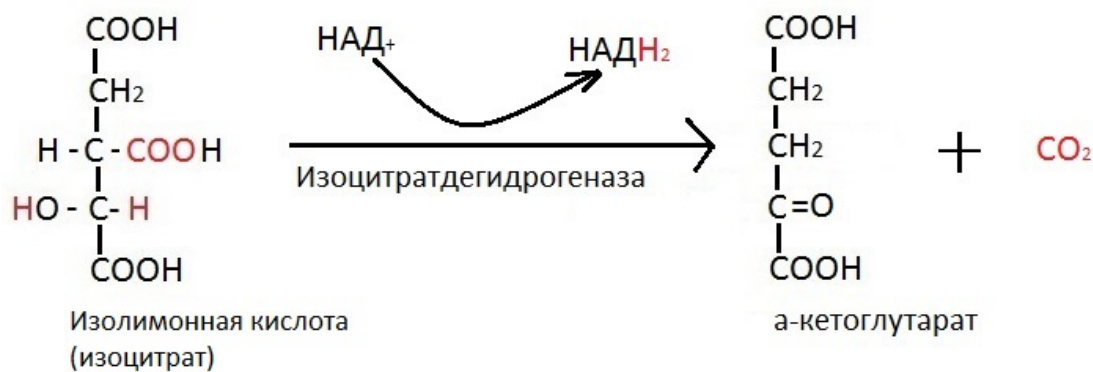


Третья реакция

Итак, у нас получилась изолимонная кислота. Теперь её нужно декарбоксилировать (то есть отщипнуть COOH) и дегидрировать (то есть отщипнуть H). Получившееся вещество — это **а-кетоглутарат**.

Эта реакция примечательна тем, что здесь образуется комплекс НАДН_2 . Это значит, что переносчик НАД подхватывает водород, чтобы запустить дыхательную цепь.

Мне нравится вариант реакций Цикла Кребса в учебнике Берёзова и Коровкина именно тем, что сразу отлично видно атомы и функциональные группы, которые участвуют в реакциях.



Четвёртая реакция

Едем далее. Берём а-кетоглутарат из прошлой реакции и декарбоксилируем на сей раз его. Как видите, в этой же реакции к а-кетоглутарату присоединяется коэнзим-А.

Снова как часы работает никотинамидАденинДинуклеотид, то есть **НАД**. Это славный переносчик появляется здесь, как и в прошлом шаге, чтобы захватить водород и унести его в дыхательную цепь.

Кстати, получившееся вещество — **сукцинил-КоА**, не должно вас пугать. Сукцинат — это другое название янтарной кислоты, хорошо знакомой вам со времён биоорганической химии. Сукцинил-КоА — это соединение янтарной кислоты с коэнзимом-А. Можно сказать, что это эфир янтарной кислоты.



Пятая реакция

В прошлом шаге мы говорили, что сукцинил-КоА — это эфир янтарной кислоты. А теперь мы получим самую **янтарную кислоту**, то есть сукцинат, из сукцинила-КоА. Крайне важный момент: именно в этой реакции происходит **субстратное фосфорилирование**.

Фосфорилирование вообще (оно бывает окислительное и субстратное) — это добавление фосфорной группы PO_3 к ГДФ или АДФ, чтобы получить полноценный ГТФ, или соответственно, АТФ. Субстратное отличается тем, что эта самая фосфорная группа отрывается от какого-либо вещества, её содержащую. Ну проще говоря, она переносится с СУБСТРАТА на ГДФ или АДФ. Поэтому и называется — «субстратное фосфорилирование».

Ещё раз: на момент начала субстратного фосфорилирования у нас имеется дифосфатная молекула — гуанозинДифосфат или аденозинДифосфат. Фосфорилирование заключается в том, что молекула с двумя остатками фосфорной кислоты — ГДФ или АДФ «достраивается» до молекулы с тремя остатками фосфорной кислоты, чтобы получились гуанозинТРИфосфат или аденозинТРИфосфат. Этот процесс происходит во время превращения сукцинила-КоА в сукцинат (то есть, в янтарную кислоту).

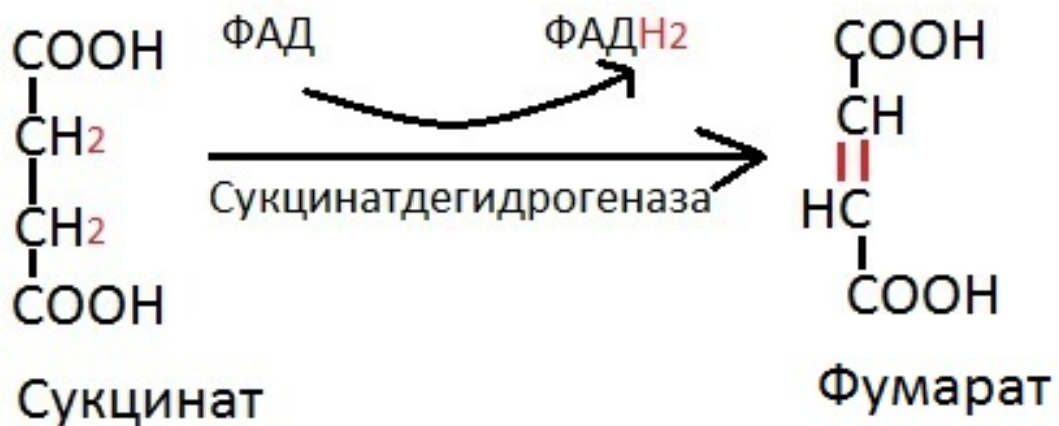
На схеме вы можете увидеть буквы Ф (н). Это значит «неорганический фосфат». Неорганический фосфат переходит от субстрата на ГДФ, чтобы в продуктах реакции был хороший, полноценный ГТФ. Теперь давайте посмотрим на саму реакцию:



Шестая реакция

Следующее превращение. На сей раз янтарная кислота, которую мы получили в прошлом этапе, превратится в **фумарат**, обратите внимание на новую двойную связь.

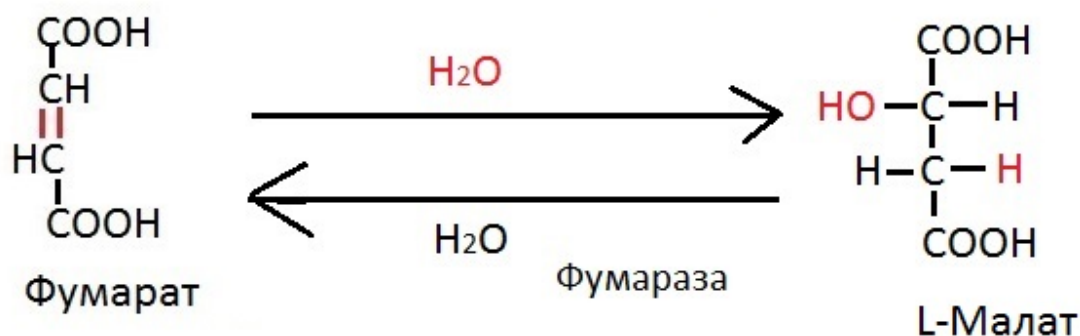
На схеме отлично видно, как в реакции участвует **ФАД**: этот неутомимый переносчик протонов и электронов подхватывает водород и утаскивает его непосредственно в дыхательную цепь.



Седьмая реакция

Мы уже на финишной прямой. Предпоследняя стадия Цикла Кребса — это реакция превращения фумарата в L-малат. L-малат — это другое название **L-яблочной кислоты**, знакомой ещё с курса биоорганической химии.

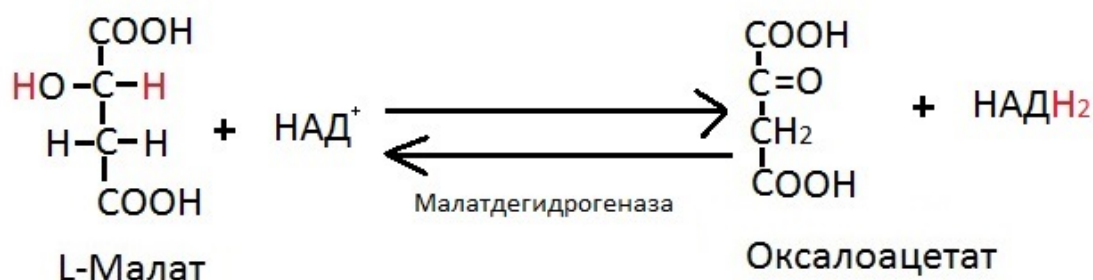
Если вы посмотрите на саму реакцию, вы увидите, что, во-первых, она проходит в обе стороны, а во-вторых, её суть — гидратирование. То есть фумарат просто присоединяет к себе молекулу воды, в итоге получается L-яблочная кислота.



Восьмая реакция

Последняя реакция Цикла Кребса — это окисление L-яблочной кислоты до оксалоацетата, то есть до **щавелевоуксусной кислоты**. Как вы поняли, «оксалоацетат» и «щавелевоуксусная кислота» — это синонимы. Вы, наверное, помните, что щавелевоуксусная кислота является компонентом первой реакции цикла Кребса.

Здесь же отмечаем особенность реакции: **образование НАДН₂**, который понесёт электроны в дыхательную цепь. Не забудьте также реакции 3,4 и 6, там также образуются переносчики электронов и протонов для дыхательной цепи.



Как видите, я специально выделил красным цветом реакции, в ходе которых образуются НАДН и ФАДН₂. Это очень важные вещества для дыхательной цепи. Зелёным я выделил реакцию, в рамках которой происходит субстратное фосфорилирование, и получается ГТФ.

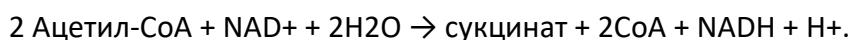
Глиоксилатный цикл, или **глиоксилатный шунт** — анаболический путь, имеющийся у растений, бактерий, протистов и грибов, представляет собой видоизменённый цикл трикарбоновых кислот. Глиоксилатный цикл служит для превращения ацетил-СоА в сукцинат, который далее используется для синтеза углеводов. У микроорганизмов он обеспечивает утилизацию простых углеродных соединений в качестве источника углерода, когда более сложные источники, например, глюкоза, недоступны, а также

может считаться одной из анаплеротических реакций цикла трикарбоновых кислот, восполняющей количества сукцината и малата.

Считается, что у животных глиоксилатный цикл отсутствует (подтверждённое исключение составляют нематоды на ранних стадиях своего эмбриогенеза), однако в последние годы в некоторых тканях животных были обнаружены ключевые ферменты цикла — малатсинтаза и изоцитратлиаза.

У растений, некоторых беспозвоночных и некоторых микроорганизмов (в том числе бактерии *Escherichia coli* и дрожжей) ацетат может служить как источником энергии, так и предшественником фосфоенолпирувата, который далее используется для синтеза углеводов.

У этих организмов ферменты глиоксилатного цикла катализируют превращение ацетата в сукцинат:



В ходе глиоксилатного цикла ацетил-КоА соединяется с оксалоацетатом с образованием цитрата, а цитрат превращается в изоцитрат, как и в цикле трикарбоновых кислот. Однако следующим шагом является не отщепление от изоцитрата водорода ферментом изоцитратдегидрогеназой, а расщепление изоцитрата на сукцинат и глиоксилат под действием изоцитратлиазы. Глиоксилат после этого конденсируется со второй молекулой ацетил-КоА, образуя малат под действием малатсинтазы, а сукцинат покидает цикл. Малат далее окисляется в оксалоацетат, который может соединиться с новой молекулой ацетил-КоА и начать новый оборот цикла. В ходе каждого оборота глиоксилатного цикла используются две молекулы ацетил-КоА и образуется одна молекула сукцината, который в дальнейшем может использоваться в биосинтетических процессах. Сукцинат может быть преобразован через фумарат и малат в оксалоацетат, который далее может превратиться в фосфоенолпируват под действием фосфоенолпируваткарбоксикиназы, а фосфоенолпируват в ходе глюконеогенеза даёт глюкозу. У животных глиоксилатный цикл не происходит, и в связи с этим они неспособны получать глюкозу из липидов (ацетил-КоА образуется при β -окислении жирных кислот). Он является модификацией цикла Кребса и локализован не в митохондриях, а в глиоксисомах. В этих органеллах образуется изолимонная кислота, как и в цикле Кребса. Затем она под действием изоцитратлиазы распадается на глиоксиловую и янтарную кислоты. Глиоксиловая кислота реагирует со второй молекулой ацетилкоэнзима А с образованием яблочной кислоты, которая затем окисляется до щавелевоуксусной кислоты. Янтарная кислота выходит из глиоксисомы и превращается в щавелевоуксусную кислоту. В ходе глиоксилатного цикла утилизируются две молекулы ацетилкоэнзима А, образовавшегося при распаде запасных жиров, и образуется одна молекула НАДН. Апопомический путь катаболизма гексоз (пентозофосфатный путь окисления глюкозы, гексозомонофосфатный цикл, пентозный шунт) происходит в цитоплазме и при отсутствии света в хлоропластах. Глюкоза фосфорилируется при участии гексокиназы до глюкозо-6-фосфата. Он окисляется глюкозо-6-фосфатдегидрогеназой. При этом образуются восстановленный НАДФН и лактон фосфоглюконовой кислоты. Лактон произвольно или при участии глюконолактозы гидролизует до 6-фосфоглюконовой кислоты. Она под

действием фосфоглюконатдегидрогеназы с коферментом НАДФ декарбоксилируется с образованием восстановленного НАДФН и пятиуглеродного сахара рибулозо-5-фосфата. Отсюда и название апотомический путь (апотомия – усеменение). Последующие реакции представляют цикл регенерации исходного субстрата – глюкозо-6-фосфата. Для прохождения полного цикла необходимы три молекулы глюкозо-6-фосфата. Из 6 молекул глюкозо-6-фосфата образуются 6 молекул CO_2 и 6 молекул рибулозо-5-фосфата, из которых восстанавливается 5 молекул глюкозо-6-фосфата. При этом также образуется 12 молекул НАДФН, которые при окислении в дыхательной электронтранспортной цепи могут дать 36 молекул АТФ, что не уступает энергетическому выходу гликолитического пути. Продукты апотомического пути также участвуют в обмене веществ.

RuBisCo И пируваткарбоксилаза для фиксации CO_2

Рибулозобисфосфаткарбоксилаза (Рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа, рибулёзобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа, Рубиско, англ. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, RuBisCO) — фермент (КФ 4.1.1.39), катализирующий присоединение углекислого газа к рибулозо-1,5-бисфосфату на первой стадии цикла Кальвина, а также реакцию окисления рибулозобисфосфата на первой стадии процесса фотодыхания. Является одним из важнейших ферментов в природе, поскольку играет центральную роль в основном механизме поступления неорганического углерода в биологический круговорот. Рибулозобисфосфаткарбоксилаза является основным ферментом листьев растений и поэтому считается наиболее распространённым ферментом на Земле.

Структура

У растений, цианобактерий и хемоавтотрофных протеобактерий фермент обычно состоит из двух типов белковых субъединиц:

Большая цепь (L, массой 55 000 Да)

Малая цепь (S, массой 13 000 Да)

Активный центр фермента находится на больших цепях, объединённых в димеры. Все 8 димеров больших цепей и 8 малых цепи объединены в единый комплекс массой 540 000 Да. У некоторых протеобактерий малых цепей в составе рубиско не обнаружено. При этом большие цепи кодируются в ДНК хлоропласта, а малые — в ядре и транспортируются в хлоропласт перед сборкой всего белка.

Для работы фермента необходимы ионы Mg^{2+} , которые размещаются в активном центре и способствуют присоединению CO_2 к остатку лизина, в ходе чего образуется карбамат[3]. Образование карбамата протекает легче в щелочной среде: роль pH и ионов магния в регуляции работы фермента описано ниже.

Каталитическое действие

Субстратами для рибулозобисфосфаткарбоксилазы являются рибулозо-1,5-бисфосфат, углекислый газ и вода, вместо углекислого газа может быть метаболизирован молекулярный кислород.

В случае углекислого газа первым промежуточным продуктом выступает нестабильный шестиуглеродный фосфорилированный сахар, который сразу же распадается на две

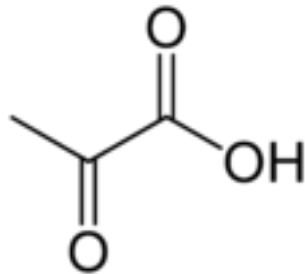
молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-фосфоглицерата). Фосфоглицерат используется для синтеза глюкозы.

В случае кислорода продуктами реакции являются 3-фосфоглицерат и фосфат гликолевой кислоты (ФГК). ФГК растения далее используют в процессе фотодыхания.

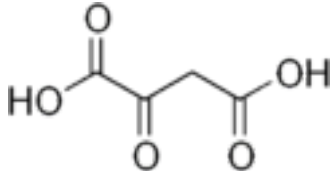
Реакция, проводимая ферментом, протекает относительно медленно (используются лишь несколько молекул углекислого газа в секунду) и является лимитирующей стадией всего цикла Кальвина. Константа Михаэлиса для карбоксилазной реакции рибулозобисфосфаткарбоксилазы равна 10 ± 4 мкМ CO_2 , для оксигеназной $0,5$ мМ O_2 , для рибулозобифосфата $1,5 \pm 0,5$ мкМ.

пируваткарбоксилаза (PC), кодируемый геном PC представляет собой фермент из класса лигаз, который катализирует (в зависимости от вида) физиологически неправильное обратимое карбоксилирование пирувата с образованием оксалоацетата (ОАА).

Пировиноградная кислота



Щавелевоуксусная кислота



Катализируемая ею реакция:

пируват + HCO

$3 + \text{ATP} \rightarrow \text{оксалоацетат} + \text{ADP} + \text{P}$

Это важная анаболическая реакция, которая создает оксалоацетат из пирувата. Фермент представляет собой митохондриальный белок, содержащий простетическую группу биотина, требующую магния или марганца и ацетил-КоА.

Пируваткарбоксилаза была впервые обнаружена в 1959 г. в Западном резервном университете Кейса М. Ф. Аттером и Д. Б. Кичем. С тех пор он был обнаружен у самых разных прокариот и эукариот, включая грибы, бактерии, растения и животных. У млекопитающих ПК играет решающую роль в глюконеогенезе и липогенезе, в биосинтезе нейротрансмиттеров и в индуцированной глюкозой секреции инсулина островками поджелудочной железы. Оксалоацетат, продуцируемый ПК, является важным промежуточным продуктом, который используется в этих биосинтетических путях. У млекопитающих ПК экспрессируется тканеспецифическим образом, причем его активность наиболее высока в печени и почках (глюконеогенные ткани), в жировой ткани

и лактирующей молочной железе (липогенные ткани) и в островках поджелудочной железы. Активность умеренная в мозге, сердце и надпочечниках и меньше всего в лейкоцитах и фибробластах кожи.

Механизм реакции можно разделить на две частичные реакции (см. Рисунок справа). В первой реакции АТФ карбоксилируется с образованием угольно-фосфорного ангидрида $[O(O)P(=O)O-C(=O)O]$, который, в свою очередь, карбоксилирует биотин кофактор, ковалентно связанный с остатком лизина домена ВССР. Углекислый фосфорный ангидрид разлагается на диоксид углерода и фосфат до того, как его атакует связанная с ферментом молекула биотина. У большинства видов для этой реакции требуется ацетил-СоА в качестве аллостерического активатора, связывающегося с доменом РТ. Во второй реакции, протекающей в домене СТ соседнего мономера, диоксид углерода переносится на молекулу акцептора, пируват, с образованием оксалоацетата. Реакция протекает через удаление протона из пирувата с помощью еще не идентифицированного остатка активного центра с образованием промежуточного соединения енолята. Затем енолятное промежуточное соединение атакует CO_2 , временно высвобождаемый из связанной с ферментом молекулы биотина. Образовавшийся оксалоацетат высвобождается. Молекула биотина протонируется указанным выше остатком активного сайта и высвобождается из активного центра домена СТ, который подвергается повторному карбоксилированию. Главный регулятор активности фермента, ацетил-КоА, стимулирует расщепление АТФ в первой частичной реакции, а также было показано, что он вызывает конформационные изменения в тетрамерной структуре фермента.

Разница между растениями C3 и C4

Растения C3 и C4 представляют собой растения двух типов, использующие циклы C3 и C4 во время темновой реакции фотосинтеза соответственно. Около 95% растений на земле - это растения C3. Сахарный трост



Содержание:

- Основная разница - C3 против C4 растений
- Что такое растения C3
- Что такое растения C4
- Разница между растениями C3 и C4

Основная разница - C3 против C4 растений

Растения C3 и C4 представляют собой растения двух типов, использующие циклы C3 и C4 во время темновой реакции фотосинтеза соответственно. Около 95% растений на земле - это растения C3. Сахарный тростник, сорго, кукуруза и травы являются растениями C4. Листья растений C4 имеют анатомию Кранца. Растения C4 способны к фотосинтезу даже в низких концентрациях углекислого газа, а также в жарких и сухих условиях. Следовательно, эффективность фотосинтеза у растений C4 выше, чем у растений C3. **главное отличие** между растениями C3 и C4 является то, что **однократная фиксация углекислого газа наблюдается у растений C3 и двойная фиксация углекислого газа наблюдается у растений C4.**

Эта статья исследует,

1. Что такое растения С3

- определение, характеристики, особенности, примеры

2. Что такое растения С4

- определение, характеристики, особенности, примеры

3. В чем разница между растениями С3 и С4

Что такое растения С3

Растения С3 используют цикл Кальвина в качестве механизма темновой реакции при фотосинтезе. Первым стабильным соединением, полученным в цикле Кальвина, является 3-фосфоглицерат. Поскольку 3-фосфоглицерат представляет собой трехуглеродное соединение, цикл Кальвина называется циклом С3. Растения С3 непосредственно связывают углекислый газ с помощью фермента рибулозобисфосфаткарбоксилазы (рубиско). Эта фиксация происходит в хлоропластах клеток мезофилла. Цикл С3 происходит в три этапа. На первом этапе диоксид углерода фиксируется в пятиуглеродном сахаре, рибулозо-1,5-бисфосфате, который альтернативно гидролизуется в 3-фосфоглицерат. Некоторые из 3-фосфоглицератов восстанавливаются в гексозофосфаты, такие как глюкозо-6-фосфат, глюкозо-1-фосфат и фруктозо-6-фосфат во время второй стадии. Оставшиеся 3-фосфоглицераты рециркулируют, образуя рибулозо-1,5-фосфат.

Оптимальный температурный диапазон растений С3 составляет 65-75 градусов по Фаренгейту. Когда температура почвы достигает 40-45 градусов по Фаренгейту, растения С3 начинают расти. Поэтому растения С3 называются **растения холодного сезона**, Эффективность фотосинтеза становится низкой с ростом температуры. В течение весны и осени растения С3 становятся продуктивными из-за высокой влажности почвы, более короткого фотопериода и прохладной температуры. Летом растения С3 менее продуктивны из-за высокой температуры и меньшей влажности почвы. Растения С3 могут быть однолетними растениями, такими как пшеница, овес и рожь, или многолетними растениями, такими как феска и фруктовый сад. Поперечное сечение листа *Arabidopsis thaliana*, который является растением С3 показано на *Рисунок 1*, Ячейки оболочки пучка показаны розовым цветом.

Рисунок 1: Лист *Arabidopsis thaliana*

Что такое растения C4

Растения C4 используют цикл Хэтча-Стека в качестве механизма реакции при темновой реакции фотосинтеза. Первым стабильным соединением, полученным в цикле Хэтча-Стека, является оксалоацетат. Поскольку оксалоацетат является четырехуглеродным соединением, цикл Хэтча-Стека называется циклом C4. Растения C4 фиксируют двуокись углерода дважды, в клетках мезофилла, а затем в клетках оболочки пучка, ферментами фосфоенолпируваткарбоксилазой и рибулозобисфосфаткарбоксилазой (рубиско) соответственно. Фосфоенолпируват в клетках мезофилла конденсируется с диоксидом углерода, образуя оксалоацетат. Этот оксалоацетат превращается в малат, чтобы перейти в клетки оболочки пучка. Внутри ячеек оболочки пучка малат декарбоксилируется, что делает диоксид углерода доступным для цикла Кальвина в этих клетках. Затем двуокись углерода фиксируется во второй раз в ячейках оболочки пучка.

Оптимальная температура растений C4 составляет 90-95 градусов по Фаренгейту. Растения C4 начинают расти при температуре 60-65 градусов по Фаренгейту. Поэтому растения C4 называются растениями тропического или теплого сезона. Растения C4 более эффективно собирают углекислый газ и воду из почвы. Газообменные поры устьиц закрыты в течение большинства часов дня, чтобы уменьшить чрезмерную потерю влаги в сухих и жарких условиях. Однолетние растения C4 - кукуруза, жемчужная и суданграсс. Многолетними растениями C4 являются бермуды, индийская трава и проса. Листья растений C4 имеют анатомию Кранца. Фотосинтезирующие пучки оболочек клетки покрывают сосудистые ткани листа. Эти клетки оболочки пучка окружены клетками мезофилла. Поперечное сечение листа кукурузы с анатомией Кранца показано на *фигура 2*.

Рисунок 2: Лист кукурузы

Разница между растениями C3 и C4

Альтернативные имена

C3 Растения: Растения C3 называют прохладными сезонными растениями.

C4 Растения: Растения C4 называются растениями теплого сезона.

Анатомия Кранца

C3 Растения: Листья растений C3 лишены анатомии Кранца.

C4 Растения: Листья растений C4 обладают анатомией Кранца.

ячейки

C3 Растения: У растений C3 темная реакция осуществляется клетками мезофилла. В связке оболочек клеток отсутствуют хлоропласты.

C4 Растения: У растений C4 темная реакция осуществляется как клетками мезофилла, так и клетками оболочки пучка.

Хлоропласты

C3 Растения: Хлоропласты растений C3 мономорфны. Растения C3 содержат только гранулированные хлоропласты.

C4 Растения: Хлоропласты растений C4 диморфны. Растения C4 содержат как гранулярные, так и агранулярные хлоропласты.

Периферийный ретикулум

C3 Растения: Хлоропластам растений C3 не хватает периферической сети.

C4 Растения: Хлоропласты растений C4 содержат периферический ретикулум.

Фотосистема II

C3 Растения: Хлоропласты растений C3 состоят из PS II.

C4 Растения: Хлоропласты растений C4 не состоят из PS II.

Устьица

C3 Растения: Фотосинтез тормозится, когда устьица закрыта.

C4 Растения: Фотосинтез происходит даже тогда, когда устьица закрыта.

Фиксация углекислого газа

C3 Растения: Единственная фиксация углекислым газом происходит в растениях C3.

C4 Растения: Двойная фиксация углекислым газом происходит у растений C4.

Эффективность в фиксации углекислого газа

C3 Растения: Фиксация углекислого газа менее эффективна и медленна на растениях C3.

C4 Растения: Фиксация углекислого газа является более эффективной и быстрой на заводах C4.

Эффективность фотосинтеза

C3 Растения: Фотосинтез менее эффективен у растений C3.

C4 Растения: Фотосинтез эффективен у растений C4.

Фотодыхание

C3 Растения: Фотодыхание происходит у растений C3, когда концентрация углекислого газа низкая.

C4 Растения: При низких концентрациях углекислого газа фотодыхание не наблюдается.

Оптимальная температура

C3 Растения: Оптимальный температурный диапазон растений C3 составляет 65-75 градусов по Фаренгейту.

C4 Растения: Оптимальный температурный диапазон растений C4 составляет 90-95 градусов по Фаренгейту.

Фермент карбоксилазы

C3 Растения: Фермент карбоксилаза является Rubisco в растениях C3.

C4 Растения: Фермент карбоксилаза представляет собой PEP-карбоксилазу и рубиско в растениях C4.

Первое стабильное соединение в темной реакции

C3 Растения: Первое стабильное соединение, полученное в цикле C3, представляет собой трехуглеродное соединение, называемое 3-фосfogлицериновой кислотой.

C4 Растения: Первое стабильное соединение, полученное в цикле C4, представляет собой четырехуглеродное соединение, называемое щавелевоуксусной кислотой.

Содержание белка в растении

С3 Растения: Растения С3 содержат большое количество белка.

С4 Растения: Растения С4 содержат меньше белка по сравнению с растениями С3.

Заключение

Растения С3 и С4 используют различные метаболические реакции во время темновой реакции фотосинтеза. Растения С3 используют цикл Кальвина, тогда как растения С4 используют цикл Хэтча-Слака. У растений С3 темная реакция происходит в клетках мезофилла путем фиксации углекислого газа непосредственно в рибулозо-1,5-бисфосфате. В растениях С4 углекислый газ фиксируется в фосфоенолпировате, образуя малат, чтобы перейти в клетки оболочки пучка, где происходит цикл Кальвина. Следовательно, двуокись углерода фиксируется дважды в растениях С4. Чтобы приспособиться к механизму С4, листья растений С4 демонстрируют анатомию Кранца. Эффективность фотосинтеза у растений С4 высока по сравнению с растениями С3. Растения С4 способны проводить фотосинтез даже после закрытия устьиц. Следовательно, основное различие между растениями С3 и С4 заключается в их метаболических реакциях, действующих во время темновой реакции фотосинтеза.