
Sacharidy a polysacharidy (struktura a metabolismus)

Sacharidy

- Živočišné tkáně kolem 2 %, rostlinné 85-90 %
- V buňkách rozličné fce:
 - Zdroj a zásobárna energie (glukóza, škrob, glykogen)
 - Výztuž a ochrana buňky (celulóza, chitin)
 - Složky různých biologicky aktivních látek (koenzymy, rozpoznávací glykoproteiny, hormony, antibiotika)
- Vznikají v buňkách fotoautotrofních organismů asimilací CO_2 v přítomnosti H_2O , přičemž se ve fotosystémech mění světelná energie na energii chemickou
- **Heterotrofní** organismy získávají veškeré sacharidy od autotrofů a dokáží je **pouze transformovat**
- Sacharidy se skládají z **C, H, O**, (jejich deriváty obsahují též **P, N**, případně **S**)

Sacharidy

- **Monosacharidy** → Základem jejich molekuly je uhlíkový řetězec s 3 - 9 atomy C (triózy - nonózy)
- **Oligosacharidy** → di- až dekasacharidy
- **Polysacharidy (glykany)** → >11 spojených monosacharidů
- Na atomy uhlíku se váží skupiny: alkoholická, aldehydická, ketonická (**polyhydroxyaldehydy** - aldózy, **polyhydroxyketony** - ketózy)

Monosacharidy

- Bezbarvé krystalické látky, dobře rozpustné v H_2O , částečně i v zředěném $\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$, nerozpouštějí se v org.rozp
- Mají víceméně sladkou chuť
- Nejjednodušší \rightarrow glycerinaldehyd ($1 \text{ C}^* \rightarrow 2$ stereoizomery)
- Rozhodující poloha $-\text{OH}$ skupiny na C^* sousedícím s primární alkoholickou skupinou $-\text{CH}_2\text{OH}$ (D nebo L)
 - Sacharid s $-\text{OH}$ skupinou na C^* vlevo se označuje L
 - Sacharid s $-\text{OH}$ skupinou na C^* vpravo se označuje D
 - Sacharid stáčeující RPS doleva \rightarrow má u názvu znaménko (-)
 - Sacharid stáčeující RPS vpravo \rightarrow má u názvu znaménko (+)
- Směs stejných množství optických antipodů \rightarrow racemát
- LeBelův - van 't Hoffův vztah pro výpočet celkového počtu stereoizomerů n :
 - $n = 2^c$
- c - počet asymetrických uhlíků v molekule

Monosacharidy

- Pro znázornění struktury sacharidů se používají 3 druhy strukturních vzorců (Fischerovy lineární, Tollensovy projekční a Haworthovy perspektivní)
- Tollens a Haworth → předpoklad, že aldehydická nebo ketonická skupina reagují s hydroxylovou skupinou na téže molekule → přičemž vzniká **hemiacetal** resp. **hemiketal** (cyklické molekuly)
- Cyklické molekuly jsou 5-členné nebo 6-členné kyslíkové heterocyklické sloučeniny → lze je považovat za deriváty **furanu** resp. **Pyranu**
- Při vzniku hemiacetalu (hemiketalu) se na aldehydickém (ketonickém) uhlíku vytvoří další centrum asymetrie (α -forma, β -forma → **anomery**)
- Molekuly monosacharidů mají svoji konformaci:
 - Furanózová forma → rovinný útvar
 - Pyranózová forma → židličková nebo vaničková konformace

Degradace sacharidů

- Postupné štěpení uhlíkové kostry + oxidace získaných fragmentů až na $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ (uvolní celou volnou energii molekuly) nebo se zastaví u některého ještě energeticky **bohatého meziproduktu**
- Získaná energie se využije na → endergonické rce

Glykolýza

- **Anaerobní podmínky** (svaly, mikroorganismy → kyselina mléčná, ethanol) → probíhá v **cytoplasmě**
 - Je proces degradace glukózy na **kys. pyrohroznovou**
 - Z ní se v anaerobních podmínkách tvoří **kyselina mléčná** (svalová glykolýza) nebo **ethanol** (alkoholová glykolýza), přičemž se uvolňuje energie
 - Celý proces lze rozdělit na dvě etapy:
 - 1) Přeměna **výchozích sacharidů** (hexózy, pentózy, polysacharidy) na **triózy** → tato fáze nemá **žádný energetický efekt**
 - 2) **Oxidace trióz** + akumulace části uvolněné energie
 - Glykolýzu katalyzuje 11 enzymů, které netvoří komplexy
-

Glykolýza

- V celém procesu se uplatňují 3 druhy rcí:
 - Přeměny uhlíkové kostry výchozího sacharidu na uhlíkovou kostru kys. mléčné nebo ethanolu
 - Aktivace anorganického fosfátu + tvorba ATP
 - Dýchací řetězec

Mechanismus

- Vstup glukózy přes buněčnou membránu (spec.trans.syst.)
- **Fosforylace** Glukózy pomocí ATP → Glukóza-6-fosfát (**hexokináza**)
- **Izomerizace** Glukóza-6-fosfát → Fruktóza-6-fosfát (**fosfogluoizomeráza**)
- **Fosforylace** Fruktóza-6-fosfát → Fruktóza-1,6-bisfosfát (**fosfofruktokináza**)

Glykolýza

- **Rozštěpení** Fruktóza-1,6-bisfosfátu → Glycerinaldehyd-3-fosfát + dihydroxyacetonfosfát (**aldoláza**)
- **Vratná přeměna** Glycerinaldehyd-3-fosfát → dihydroxyacetonfosfát (**triózafosfátizomeráza**)
- **ŽÁDNÁ ZÍSKANÁ ENERGIE → SPOTŘEBOVÁNO 2 mol ATP**
- **Oxidace** Glycerinaldehyd-3-fosfátu → kyselina 1,3-bisfosfoglycerová (**glyceraldehydfosfátdehydrogenáza + NAD⁺**)
- Kyselina 1,3-bis**fosfo**glycerová → kys. 3-fosfoglycerová (**fosfoglycerátkináza**)
- **Makroergická fosfátová vazba → tvorba ATP (z ADP)**
- **Intramolekulové přeskupení:** kys. 3-fosfoglycerová → kys. 2-fosfoglycerová (**fosfoglyceromutáza**)
- **Dehydratace** kys. 2-fosfoglycerové → kys. Fosfoenolpyrohroznová (**enoláza**)

Glykolýza

- **Přenos** Pi z kys. Fosfoenolpyrohroznové → kys. pyrohroznová (pyruvátkináza)
- **Makroergická fosfátová vazba** → tvorba ATP (z ADP)
- Kys. Pyrohroznová se může dále měnit na ethanol nebo kys. Mléčnou
- **Ethanol: dekarboxylace** kys. pyrohroznové → acetaldehyd (pyruvátdekarboxyláza + thiaminpyrofosfát)
- **Redukce** acetaldehydu → ethanol (alkoholdehydrogenáza), kde atomy H podkýtují NADH + H⁺ vytvořený při oxidaci glycerinaldehyd-3-fosfátu
- **Kys. Mléčná: redukce** kys. Pyrohroznové → Kys. Mléčná (laktátdehydrogenáza), kde atomy H podkýtují NADH + H⁺ vytvořený při oxidaci glycerinaldehyd-3-fosfátu
- Tvorba kys. mléčné je pro organismus výhodná → lze snadno převést zpět na k. Pyrohroznovou (glukoneogeneze)

Glykolýza

- Pouze **3 rce** glykolýzy jsou **ireverzibilní**:
 - $\text{Glukóza} + \text{ATP} \rightarrow \text{glukóza-6-fosfát} + \text{ADP}$ (hexokináza)
 - $\text{Fruktóza-6-fosfát} + \text{ATP} \rightarrow \text{fruktóza-1,6-bisfosfát} + \text{ADP}$ (fosfofruktokináza)
 - $\text{Fosfoenolpyruvát} + \text{ADP} \rightarrow \text{Pyruvát} + \text{ATP}$ (pyruvátkináza)
- Resyntéza glukózy z kys. pyrohroznové nemůže proběhnout obráceným procesem
- Reakce díky své ireverzibilitě mají význam pro regulaci celého procesu
- Z energetického hlediska je glykolýza **málo účinná**:
 - 2 - 3 mol ATP z 1 mol glukózy \rightarrow 3 - 5% účinnost oproti spálení až na $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow 2881 \text{ kJ}$ (68 mol ATP)

**Citrátový, Krebsův cyklus,
cyklus trikarboxylových kyse-
lin, cyklus kyseliny citrónové**

- Aerobní buňky → **úplná oxidace glukózy** → $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$
- Probíhá **v mitochondriích** (enzymy na vnitřní membráně)
- Vyniká postupností oxidace a uvolňování energie

Mechanismus

- **Oxidativní dekarboxylace** kys. pyrohroznové → aktivní kys. Octová - acetyl-Co A (**multienzymový komplex**)
- **Re** acetyl-Co A s kys. Oxaloctovou → kys. Citronová
- **Izomerizace** kys. Citronové → kys. Izocitronová
- Oxidace kys. Izocitronové → kys. Oxaljantarová
- **Oxidační dekarboxylace** kys. Oxaljantarová → kys. α -ketoglutarová
- **Oxidační dekarboxylace** kys. α -ketoglutarové → Sukcinylkoenzym A

- **Dehydrogenace** Sukcinylkoenzymu A → kys. Jantarová
- **Oxidace** kys. jantarové → kys. Fumarová
- **Hydratace** kys. fumarové → kys. jablečná
- **Oxidace** kys. jablečné → kys. oxaloctová → **cyklus uzavřen**
- Při každé otáčce do cyklu vstupuje **jedna molekula acetyl Co A**, která se v cyklu zoxiduje na **CO₂ + H₂O** ve 4 oxidacích (v 3 se jako přenašeč H uplatní **NAD⁺**, v 1 **FAD**)
- Citr. cyklus patří i mezi amfibolické procesy → jeho meziprodukty jsou prekurzory jiných látek (např. aminokys)
- Napojením citr. cyklu na glykolýzu → úplná degradace např. glukózy, **ale lze v něm dokončit degradaci jakéhokoliv jiného substrátu, která lze přeměnit na Acetyl-Co A** (karboxykyseliny, aminokyseliny)

Pentózový cyklus (hexózamonofosfátový skrat)

- Přímá oxidace glukózy → v buňkách tkání s intenzivním metabolismem (játra, kůra nadledvin, tuková tkáň, mléčné a pohlavní žlázy...)
- V játrech až 30 % metabolizované glukózy tímto způsobem

Mechanismus

- ⇌ **Dehydrogenace** glukóza-6-fosfát → 6-fosfoglukonolakton (glukóza-6-dehydrogenáza + NADP^+ + Mg^{2+})
- **Karboxylace** 6-fosfoglukonolakton → kys. 6-fosfoglukonová (glukonolaktonáza + Mg^{2+} , Mn^{2+} , Co^{2+})
- **Dehydrogenace a dekarboxylace** kys. 6-fosfoglukonová → ribulóza-5-fosfát (fosfoglukonátdehydrogenáza + NADP^+ + Mg^{2+} - **může katalyzovat fixaci CO_2 na ribulóza-5-fosfát, čímž umožňuje vstup pentóz do metabolismu hexóz**)

Pentózový cyklus

- **Izomerizace** ribulóza-5-fosfát → ribóza-5-fosfát + xylulóza-5-fosfát (ribóza-fosfátizomeráza + ribulóza-fosfát epimeráza)
- **Ribóza-5-fosfát + Xylulóza-5-fosfát** → sedoheptulóza-7-fosfát + glycerinaldehyd-3-fosfát (transketoláza + thiaminpyrofosfát + Mg^{2+})
- **Sedoheptulóza-7-fosfát + Glycerinaldehyd-3-fosfát** → fruktóza-6-fosfát + erytróza-4-fosfát (transaldoláza)
- **Erytróza-4-fosfát + xylulóza-5-fosfát** → fruktóza-6-fosfát + glycerinaldehyd-3-fosfát (transketoláza)
- **Izomerizace** Glycerinaldehyd-3-fosfátu → fosfodioxyaceton (trióza-fosfátizomeráza)
- **Kondenzace** fosfodioxyacetonu + glycerinaldehyd-3-fosfát → fruktóza-1,6-bisfosfát
- **Hydrolyza** fruktóza-1,6-bisfosfátu → fruktóza-6-fosfát (hexóza-bisfosfatáza)
- **Izomerizace** fruktóza-6-fosfát → glukóza-6-fosfát (glukza-fosfátizomeráza)
- **Cyklus uzavřen**

Pentózový cyklus

- V cyklu obíhá 5 molekul glukóza-6-fosfátu a při každé otáčce do něj vstupuje 1 nová molekula glukóza-6-fosfátu, která se v něm celá zoxiduje

- Sumární rovnice procesu:



- Teor. efekt pentózového cyklu \rightarrow 36 mol ATP/1 mol glukózy (1 $\text{H}_2 = 3$ ATP) \rightarrow ve skutečnosti úlohou pentózového cyklu není syntéza ATP, **ale tvorba NADPH + H^+ na biosyntézy a pentóz na nukleosyntézu**
- Pentózový cyklus podobně jako glykolýza probíhá **v cytoplazmě** - oba procesy mají společné některé intermediáty a enzymy \rightarrow **lze je propojovat**

Glyoxylátový cyklus (cyklus kyseliny glyoxylové)

- Probíhá v mikroorganismech a rostlinách (blízký citrátovému cyklu)

Mechanismus

- **Kondenzace** acetyl-Co A + kyselina oxaloctová → kys. citronová
- **Dehydratace** kys. citronové → kys. cis-akonitová
- **Hydratace** kys. cis-akonitové → kys. izocitronová
- **Rozštěpení** kys. izocitronové → kys. jantarová + kys. glyoxylová (izocitratáza)

- **Kys. jantarová vstupuje do citrátového cyklu**
- **Kys. glyoxylová + acetyl-Co A → kys. jablečná (malátsyntetáza)**

Glyoxylátový cyklus (cyklus kyseliny glyoxylové)

- Oxidace kys. jablečné → kys. oxaloctová
 - **Cyklus uzavřen**

 - Glyoxylátový cyklus má velmi malý energetický efekt
 - **Význam** → tvorba meziproduktů důležitých v jiných procesech
 - Umožňuje propojit do metabolismu sacharidů acetyl-Co A pocházející z oxidace **karboxylových kyselin** (klíčení rostlin - odbourávání lipidů)
 - **Vyšší živočichové** nemají enzymy izocitratázu ani malátsyntetázu → **nedisponují glyoxylátovým cyklem**
-

Odbourávání fruktózy

- Probíhá nejvíce v játrech (pro ostatní tkáň nevyužitelná)

Mechanismus

- Fosforylace fruktózy → fruktóza-1-fosfát (fruktokináza)
- Štěpení fruktóza-1-fosfát → fosfodioxyaceton + glyceraldehyd (aldoláza)
- Fosforylace glyceraldehydu → glyceraldehyd-3-fosfát (triózakináza)
- glyceraldehyd-3-fosfát + fosfodioxyaceton → vstup do glykolýzy
- Inzulin metabolismus fruktózy neovlivňuje!
- V játrech dále dochází k přeměně fruktózy na glukózu

Odbourávání galaktózy

Mechanismus

- Fosforylace galaktózy → galaktóza-1-fosfát (galaktokináza)
- Výměnná rce s UDP-glukózou → UDP-galaktóza + glukóza-1-fosfát (hexóza-1-fosfáturidyltransferáza)
 - Epimerizace UDP-galaktózy na UDP-glukózu je vratná rce → uplatňuje se při tvorbě galaktózy z glukózy v mléčných žlázách
- Přeměna galaktózy na glukózu → především v játrech
- UDP-galaktóza může poskytovat galaktózu při syntéze laktózy, proteoglykanů, glykoproteinů, glykolipidů

Biosyntéza a přeměny sacharidů

Fotosyntéza

Fotosyntéza

- Základní způsob tvorby organických látek při kterém se využívá světelná energie - jedna z forem asimilace CO₂:
 - $n \text{ CO}_2 + 2n \text{ H}_2\text{O} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O})_n + n \text{ H}_2\text{O} + 2n \text{ X}$
kde X může být kyslík, síra nebo může i chybět
 - Když jako X vystupuje kyslík a $n = 6 \rightarrow$ **oxyg. fotosyntéza:**
 - $6 \text{ CO}_2 + 12 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{ H}_2\text{O} + 6 \text{ O}_2$
 - Fotosyntézou vznikají sacharidy, z kterých se tvoří ostatní organické sloučeniny živé hmoty
 - Fotosyntetizující organismy přeměňují energii slunečního světla na energii chemickou
 - Fotosyntetický aparát je uložen v membráně, která tvoří **vždy uzavřené prostorové útvary**
-

Fotosyntéza

- Mezi vnitřním prostorem těchto útvarů a vnějším prostředím vznikají **rozdíly koncentrace iontů a nábojů**
 - Po přijetí světelného kvanta se chlorofyl excituje
 - Chlorofyl se vrací do základního stavu → vyzářená energie se využije na **přenos elektronu z jedné strany membrány na druhou** (proti spádu elektrochemického potenciálu)
 - Reakční centrum → elektronová pumpa (energie světla)
 - Přenos elektronů přes membránu se uskutečňuje dvěma rozdílnými mechanismy:
-

Fotosyntéza

- **Zdánlivý přenos protonu**

- Součástí rčního centra jsou přenašeče
- Na jedné straně membrány odebírají elektron vnějšímu donoru → do prostředí se uvolní proton H^+
- Na druhé straně membrány odevzdají elektron akceptoru a současně se na něj naváže H^+ z vnitřního prostředí
- Přitom donor má **pozitivnější** oxidačně - redukční potenciál než akceptor
- Rozdíl hodnot redoxních potenciálů je částí volné energie, která se uvolnila zachycením energie světelného kvanta
- Vznikající rozdíl koncentrace H^+ se využije na tvorbu ATP

Fotosyntéza

- **Skutečný přenos protonu**
 - Elektron z rčního centra se odevzdává membránovému **chinonu** (spotřebuje se **H⁺** z prostředí na redukci **CH.**)
 - Redukovaný chinon prochází membránou
 - Na druhé straně se oxiduje - uvolňuje **H⁺** do prostředí
 - Elektron mu však odebírá **jiný přenašeč**, z kterého se může dostat zpět do rčního centra
 - Tak dochází k cyklickému transportu elektronu, poháněnému energií světelných kvant
 - Přitom vzniká i protonový gradient
- **Skutečný a zdánlivý přenos protonů** mohou být **spřáženy za sebou**, jestliže se chinonový derivát redukuje jedním a oxiduje druhým reakčním centrem

Chlorofylová fotosyntéza (oxygenová)

- Uskutečňují eukaryotické fotosyntetizující organismy (řasy, mechy, cévnaté vyšší rostliny a sinice)
- Probíhá na dvou propojených rčních centrech (vnější **donor elektronů H_2O** se **oxiduje na O_2**)
- Fotosyntetický aparát → uvnitř tylakoidů → uvnitř stroma chloroplastů
- **Rční centrum**, v kterém se zachytává světelné kvantum (přeměna světelné energie na chemickou) + přidružené **přenašeče elektronů = FOTOSYSTÉM**
- Fotosyntéza na rozdíl od sumární rce → složitý soubor rcí, rozdělený na 2 podsoubory:
 - Světelná fáze fotosyntézy → probíhá **pouze při osvětlení**
 - Temnotní fáze fotosyntézy → probíhá **nezávisle na osvětlení**

Světelná fáze fotosyntézy

- Během světelné fáze fotosyntézy probíhají 3 základní procesy:
 - a) Zachycení fotonů soustavou molekul barviv a jejich excitace
 - b) Fotochemická přeměna energie - přenos elektronu z primárního donoru na primární akceptor (oddělení nábojů) a druhotné přesuny elektronů zprostředkované přenašeči a enzymy, přičemž nastává oxidace vnějšího donoru elektronů (H_2O) a redukce vnějšího akceptoru elektronů (u eukaryotů NADP^+)
 - c) Syntéza ATP na úkor energie, která se uvolňuje při přesunech elektronů (bod b)

-
- Výsledkem těchto procesů je vznik NADPH + H⁺ a ATP
 - Fotosyntetický aparát eukaryotů obsahuje 2 systémy:

Fotosystém I

- Je excitován světelnými kvanty s λ 730 nm
 - Po přijetí světelného kvanta z excitovaného chlorofylu elektron nesoucí energii odebere systém přenašečů a přenesení jej až na NADP⁺, kde spojením s protony H⁺ z fotolyzované H₂O se vytvoří NADPH + H⁺
 - Elektron chybějící chlorofylu fotosystému I poskytuje fotosystém II
-

Fotosystém II

- Je excitován světelnými kvanty o vlnové délce do 700 nm
- I zde excitovaný elektron chlorofylu přebírají přenašeče, které jej následně přenesou na fotosystém I
- Elektronové nenasycení chlorofylu fotosystému II zapříčiňuje fotolýzu H_2O , při které se uvolňuje O_2 , protony H^+ a elektrony:
 - $4 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{H}^+ + 4 \text{OH}^-$
 - $4 \text{OH}^- \rightarrow 4 (\text{OH}\cdot) + 4 \text{e}^-$
 - $4 (\text{OH}\cdot) \rightarrow 2 \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$
- Lokalizace jednotlivých systémů přenašečů je taková, aby se při uvedených rcích se oddělovaly náboje na obou stranách membrány tylakoidu
- vzniká rozdíl elektrochemických potenciálů → hnací síla tvorby ATP

Fixace CO₂

(Temnostní fáze fotosyntézy)

- Jsou známy 3 způsoby utilizace CO₂ → rozdělení rostlin:
 - C₃ - středně produktivní (jsou nejprozkoumanější - obilniny, cukrová řepa, některé tropické - rýže, sója bavlník, bambus a většina stromů)
 - C₄ velmi produktivní
 - CAM (*Crasslacean acid metabolism*, *Crassulaceae* - čeled' hrubolisté) - málo produktivní

Calvinův – Benssonův cyklus – 3 fáze:

- Karboxylační fáze - **specifická pro fotosyntézu**
 - **Fosforylace** ribulóza-5-fosfátu → ribulóza-1,5-bisfosfát, *na úkor ATP světelné fáze* (fosforibulózakináza)
 - **Karboxylace** ribulóza-1,5-bisfosfátu → 2-karboxy-3-keto-D-arabinitol-1,5-bisfosfát (ribulózabisfosfátkarboxyláza = RuBPKáza = Karboxydismutáza = Rubisco, *tento enzym - nejrozšířenější protein na Zemi, v zelených listech 0,1-1 %*)
 - **Hydrolýza** 2-karboxy-3-keto-D-arabinitol-1,5-bisfosfátu → 2 molekuly kyseliny 3-fosfoglycerové

Calvinův – Benssonův cyklus

- Redukční fáze - reakce glykolýzy
 - Fosforylace kyseliny 3-fosfoglycerové → kys.-1,3-bisfosfoglycerová (fosfoglycerátkináza)
 - Redukce kys.-1,3-bisfosfoglycerové → glyceraldehyd-3-fosfát (NADH + H⁺, *je produktem světelné fáze fotosyntézy*)
 - Izomerizace části glyceraldehyd-3-fosfátu → Fosfodioxyaceton
 - Kondenzace glyceraldehyd-3-fosfátu + fosfodioxyacetonu → Fruktóza-1,6-bisfosfát
 - Defosfatace fruktóza-1,6-bisfosfát → fruktóza-6-fosfát
 - Izomerizace fruktóza-6-fosfát → glukóza-6-fosfát

Calvinův – Benssonův cyklus

- Regenerační fáze - reakce pentózového cyklu
 - glycerinaldehyd-3-fosfát + fruktóza-6-fosfát → erytróza-4-fosfát + xylulóza-5-fosfát (transketoláza)
 - erytróza-4-fosfát + Fosfodioxyaceton → sedoheptulóza-1,7-bisfosfát (aldoláza)
 - Defosface sedoheptulóza-1,7-bisfosfát → sedoheptulóza-7-fosfát (fosfatáza)
 - glycerinaldehyd-3-fosfát + sedoheptulóza-7-fosfát → xylulóza-5-fosfát + ribóza-5-fosfát (transketoláza)
 - xylulóza-5-fosfát → ribulóza-5-fosfát (ribulózafosfátepimeráza)
 - ribóza-5-fosfát → ribulóza-5-fosfát (ribulózafosfátizomeráza)
- **Cyklus uzavřen**

Calvinův – Benssonův cyklus

- Při utilizaci 1 molekuly CO_2 se spotřebují 2 molekuly NADPH + H^+ a 3 molekuly ATP, jejichž syntéza ve světelné fázi vyžaduje 8 - 12 světelných kvant
- Rostliny uskutečňující fixaci CO_2 uvedeným způsobem → C_3 rostliny → primárním produktem asimilace CO_2 je tříuhlíková kys. 3-fosfoglycerová
- 70 - 85 % asimilovaného CO_2 se spotřebuje na tvorbu Ribulóza-5-fosfátu
- Zbytek na karboxylaci kyselin → dikarboxylové kyseliny → jsou výchozími látkami na biosyntézu dalších karboxylových kyselin