

## 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)
  - Výživa a ochrana buňky (celulóza, chitin)
  - Složky různých biologicky aktivních látek (koenzymy, rozpoznávací glykoproteiny, hormony, antibiotika)
- Vznikají v buňkách fotoautotrofních organismů asimilací  $\text{CO}_2$  v přítomnosti  $\text{H}_2\text{O}$ , 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  $\text{H}_2\text{O}$ , částečně i v zředěném  $\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$ , nerozpouštějí se v org.rozp
- Mají víceméně sladkou chuť
- Nejjednodušší → glyceraldehyd (1  $\text{C}^*$  → 2 stereoisomery)
- Rozhodující poloha -OH skupiny na  $\text{C}^*$  sousedícím s primární alkoholickou skupinou - $\text{CH}_2\text{OH}$  (D nebo L)
  - Sacharid s -OH skupinou na  $\text{C}^*$  vlevo se označuje L
  - Sacharid s -OH skupinou na  $\text{C}^*$  vpravo se označuje D
  - Sacharid stáčeující RPS doleva → má u názvu znaménko (-)
  - Sacharid stáčeující RPS vpravo → má u názvu znaménko (+)
- Směs stejných množství optických antipodů → racemát
- LeBelův - van 't Hoffův vztah pro výpočet celkového počtu stereoisomerů 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 ( $\alpha$ -forma,  $\beta$ -forma → anomery)
- Molekuly monosacharidů mají svoji konformaci:
  - Furanózová forma → rovinový 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 meziprojektu
- 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 tvoří 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 (fosfoglucoizomeráza)
- 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<sup>+</sup>)
- Kyselina 1,3-bisfosfoglycerová → 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 podkrytuje NADH + H<sup>+</sup> vytvořený při oxidaci glyceraldehyd-3-fosfátu
- Kys. mléčná: redukcí kys. Pyrohroznové → Kys. mléčná (laktátdehydrogenáza), kde atomy H podkrytuje NADH + H<sup>+</sup> vytvořený při oxidaci glyceraldehyd-3-fosfátu
- Tvorba kys. mléčné je pro organismus výhodná → lze snadno převést zpět na k. Pyrohroznovou (glukoneogeneze)

## Glykolýza

- Pouze 3 rce glykolýzy jsou **ireverzibilní**:
  - Glukóza + ATP → glukóza-6-fosfát + ADP (hexokináza)
  - Fruktóza-6-fosfát + ATP → fruktóza-1,6-bisfosfát + ADP (fosfofruktokináza)
  - Fosfoenolpyruvát + ADP → Pyruvát + 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 → 3 - 5% účinnost oproti spálení až na CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O → 2881 kJ (68 mol ATP)

## Citrátový, Krebsův cyklus, cyklus trikarboxylových kyselin, 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)
- Rce acetyl-Co A s kys. Oxaloctovou → kys. Citronová
- Izomerizace kys. Citronové → kys. Izocitronová
- Oxidace kys. Izocitronové → kys. Oxaljantarová
- Oxidační dekarboxylace kys. Oxaljantarová → kys.  $\alpha$ -ketoglutarová
- Oxidační dekarboxylace kys.  $\alpha$ -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  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$  ve 4 oxidacích (v 3 se jako přenašeč H uplatní  $\text{NAD}^+$ , v 1 FAD)
- Citr. cyklus patří i mezi amfibolické procesy → jeho meziprodukty jsou prekurzory jiných látek (např. aminokyseliny)
- 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 +  $\text{NADP}^+ + \text{Mg}^{2+}$ )
- Karboxylace 6-fosfoglukonolakton → kys. 6-fosfoglukonová (glukonolaktonáza +  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Co}^{2+}$ )
- Dehydrogenace a dekarboxylace kys. 6-fosfoglukonová → ribulóza-5-fosfát (fosfoglukonátdehydrogenáza +  $\text{NADP}^+ + \text{Mg}^{2+}$  - může katalyzovat fixaci  $\text{CO}_2$  na ribulóza-5-fosfát, čímž umožňuje vstup pentóz do metabolismu hexóz)

### Pentózový cyklus

- Izomerizace ribulóza-5-fosfát → ribóza-5-fosfát + xylulóza-5-fosfát (ribóza-5-fosfátizomeráza + ribulóza-5-fosfát epimeráza)
- Ribóza-5-fosfát + Xylulóza-5-fosfát → sedoheptulóza-7-fosfát + glycerinaldehyd-3-fosfát (transketoláza + thiaminpyrofosfát +  $\text{Mg}^{2+}$ )
- 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-3-fosfátizomeráza)
- Kondenzace fosfodioxyacetonu + glycerinaldehyd-3-fosfát → fruktóza-1,6-bisfosfát
- Hydrolyza fruktóza-1,6-bisfosfátu → fruktóza-6-fosfát (hexóza-1,6-bisfosfátáza)
- Izomerizace fruktóza-6-fosfát → glukóza-6-fosfát (glukóza-6-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:  

$$6 \text{ glukóza-6-fosfát} + 12 \text{ NADP}^+ + 7 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow$$

$$5 \text{ glukóza-6-fosfát} + 6 \text{ CO}_2 + 12 \text{ NADPH} + \text{H}^+ + \text{H}_3\text{PO}_4$$
- Teor. efekt pentózového cyklu → 36 mol ATP/1 mol glukózy (1  $\text{H}_2 = 3 \text{ ATP}$ ) → ve skutečnosti úlohou pentózového cyklu není syntéza ATP, ale tvorba  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  na biosyntézu a pentóz na nukleosyntézu
- Pentózový cyklus podobně jako glykolýza probíhá v cytoplasmě - oba procesy mají společně některé intermediáty a enzymy → 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 (malázyntetáza)

## Glyoxylátový cyklus (cyklus kyseliny glyoxylové)

- Oxidace kys. jablečné → kys. oxaloctová
- Cyklus uzavřen
- Glyoxylátový cyklus má velmi malý energetický efekt
- Význam → tvorba meziproductů 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 tkáně 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
- Inzulín 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 (haxóza-1-fosfáturydyltransferáza)
  - 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 CO<sub>2</sub>:
  - $n \text{ CO}_2 + 2n \text{ H}_2\text{O} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O})_n + n \text{ H}_2\text{O} + 2n \text{ X}$
  - 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<sup>+</sup>
  - Na druhé straně membrány odevzdávají elektron akceptoru a současně se na něj naváže H<sup>+</sup> 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<sup>+</sup> se využije na tvorbu ATP

## Fotosyntéza

- Skutečný přenos protonu
  - Elektron z rčního centra se odevzdává membránovému chinonu (spotřebuje se H<sup>+</sup> z prostředí na redukci CH.)
  - Redukovaný chinon prochází membránou
  - Na druhé straně se oxiduje - uvolňuje H<sup>+</sup> 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 **spřaženy 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<sub>2</sub>O se oxiduje na O<sub>2</sub>)
- 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<sub>2</sub>O) a redukce vnějšího akceptoru elektronů (u eukaryotů NADP<sup>+</sup>)
  - c) Syntéza ATP na úkor energie, která se uvolňuje při přesunech elektronů (bod b)

- Výsledkem těchto procesů je vznik NADPH + H<sup>+</sup> 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<sup>+</sup>, kde spojením s protony H<sup>+</sup> z fotolýzované H<sub>2</sub>O se vytvoří NADPH + H<sup>+</sup>
- 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 nenasytění chlorofylu fotosystému II zapříčiňuje fotolýzu H<sub>2</sub>O, při které se uvolňuje O<sub>2</sub>, protony H<sup>+</sup> 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 CO<sub>2</sub>

### (Temnostní fáze fotosyntézy)

- Jsou známy 3 způsoby utilizace CO<sub>2</sub> → rozdělení rostlin:
  - C<sub>3</sub> - středně produktivní (jsou nejprozkoumanější - obilniny, cukrová řepa, některé tropické - rýže, sója bavlník, bambus a většina stromů)
  - C<sub>4</sub> velmi produktivní
  - CAM (*Crassalcean acid metabolism*, *Crassulaceae* - čeled' hrubohlístě) - 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* (fosforribulózakináza)
  - 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 %*)
  - Hydrolyza 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<sup>+</sup>, *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
  - glyceraldehyd-3-fosfát + fruktóza-6-fosfát → erytróza-4-fosfát + xylulóza-5-fosfát (transketoláza)
  - erytróza-4-fosfát + Fosfodioxyaceton → sedoheptulóza-1,7-bisfosfát (aldoláza)
  - Defosfatace sedoheptulóza-1,7-bisfosfát → sedoheptulóza-7-fosfát (fosfatáza)
  - glyceraldehyd-3-fosfát + sedoheptulóza-7-fosfát → xylulóza-5-fosfát + ribóza-5-fosfát (transketoláza)
  - xylulóza-5-fosfát → ribulóza-5-fosfát (ribulózafosfátimeráza)
  - ribóza-5-fosfát → ribulóza-5-fosfát (ribulózafosfátizomeráza)
- **Cyklus uzavřen**

## Calvinův – Benssonův cyklus

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