

# 研究性学习论文

**题目/Title:** 卡尔文循环的分子生物学研究

**Molecular biology research in Calvin Cycle**

学校：人大附中翠微学校

班级：高二五班

学生姓名：陈梓睿

指导教师：贾梦琦

2024年6月8日

# 卡尔文循环的分子生物学研究

人大附中翠微学校 高二五班 陈梓睿

**摘要：**自养型绿色植物的叶绿体中存在一个特有的酶促机构，催化  $\text{CO}_2$  转变成还原性的有机化合物。这一过程称为  $\text{CO}_2$  固定，也称  $\text{CO}_2$  的同化。碳同化过程将太阳能变为化学能，将无机物变为有机物，维持大气的碳-氧平衡。光合作用产生有机物中所存储的化学能，除了供植物本身和全部异养生物之用外，也作为人类营养和活动能量的重要来源。作为光合作用的暗反应阶段，不同植物有不同固定二氧化碳的方式，本文从分子生物学的角度对于  $\text{C}_4$  植物暗反应卡尔文循环的过程进行研究，梳理反应历程，对于其中重要的反应以分子结构图的形式呈现其反应过程，分析糖的产生过程，使这一复杂的过程清晰化、流程化，便于分子生物研究进行。

**关键词：**光合作用；碳同化；卡尔文循环；糖异生。

## Molecular biology research in Calvin Cycle

The Cuiwei Campus of RDFZ Senior 2 Ray Chen

**Abstract:** In the chloroplasts of autotrophic green plants, there exists a unique enzymatic machinery that catalyzes the conversion of  $\text{CO}_2$  into reduced organic compounds. This process is known as  $\text{CO}_2$  fixation, or assimilation. The carbon assimilation process converts solar energy into chemical energy, transforming inorganic substances into organic ones, thereby maintaining the carbon-oxygen balance in the atmosphere. The photosynthetic process generates stored chemical energy in organic compounds, serving not only as a source of nutrition and energy for plants themselves and all heterotrophic organisms but also as an important source of nutrition and energy for human consumption and activity. As the dark reaction phase of photosynthesis, different plants have various ways of fixing carbon dioxide. This paper investigates  $\text{C}_4$  plants, using Calvin Cycle, from a molecular biology perspective, elucidating the reaction pathways, presenting key reactions in the form of molecular structure diagrams, analyzing the process of sugar production, thereby clarifying and systematizing the complex process of Calvin Cycle for molecular biology research.

**Keywords:** Photosynthesis; Carbon assimilation; Calvin Cycle; Gluconeogenesis.

## 目 录

一、 绪论 .....	4
二、 缩略语表 .....	4
三、 简介 .....	4
四、 循环过程图示与化学方程式 .....	5
1. 循环总图 .....	5
2. 羧化阶段 .....	5
3. 还原阶段 .....	6
4. 更新阶段 .....	7
五、 糖异生 .....	8
六、 光呼吸 .....	8
七、 结语 .....	8

## 一、绪论

## 二、缩略语表

缩写词	英文名称	中文名称	电荷量
RuBP	Ribulose-1,5-bisphosphate	核酮糖-1,5-二磷酸	4 <sup>-</sup>
PGA	3-phosphoglycerate	3-磷酸甘油酸	3 <sup>-</sup>
DPGA	1,3-diphosphoglycerate	1,3-二磷酸甘油酸	4 <sup>-</sup>
G3P /GAP (PGAlD)	Glyceraldehyde-3-phosphate Phosphoglyceraldehyde	3-磷酸甘油醛	2 <sup>-</sup>
DHAP	Dihydroxyacetone phosphate	磷酸二羟丙酮	2 <sup>-</sup>
TP	Triose Phosphate	磷酸丙糖	2 <sup>-</sup>
FBP	Fructose-1,6-bisphosphate	果糖-1,6-二磷酸	4 <sup>-</sup>
F6P	Fructose-6-phosphate	果糖-6-磷酸	2 <sup>-</sup>
Xu5P	Xylulose-5-phosphate	木酮糖-5-磷酸	2 <sup>-</sup>
E4P	Erythrose-4-phosphate	赤藓糖-4-磷酸	2 <sup>-</sup>
SBP	Sedoheptulose-7-diphosphate	景天庚酮糖-1,7-二磷酸	4 <sup>-</sup>
S7P	Sedoheptulose-7-phosphate	景天庚酮糖-7-磷酸	2 <sup>-</sup>
R5P	Ribose-5-phosphate	核糖-5-磷酸	2 <sup>-</sup>
Ru5P	Ribulose-5-phosphate	核酮糖-5-磷酸	2 <sup>-</sup>

## 三、简介

高等植物的光合碳同化是通过三种不同途径来实现的，其中基本的途径是卡尔文循环。卡尔文循环 (Calvin cycle)，又称光合碳循环 (碳反应)。卡尔文循环是光合作用中碳反应的一部分，反应场所为叶绿体内的基质。循环可分为三个阶段: 羧化、还原和再生。整个循环利用 ATP 作为能量来源，经过六次循环产生一分子葡萄糖。卡尔文循环以光反应形成的 ATP 和 NADPH 作为能源，固定和还原 CO<sub>2</sub>。每循环一次只固定一个 CO<sub>2</sub>，循环三次，才能把 3 个 CO<sub>2</sub> 分子同化为一个三碳糖分子。换句话说，要产生一个三碳糖分子 (G3P)，需要 3 个 CO<sub>2</sub>

分子，消耗 9 个 ATP 分子和 6 个 NADPH 分子作为能量来源。

## 四、循环过程图示与化学方程式

### 1. 循环总图

这是在很多植物学书籍中出现的卡尔文循环图。图中每条线代表每分子代谢物的转变。  
①是羧化阶段，②和③是还原阶段，其余反应是更新阶段。

循环中的酶如下：

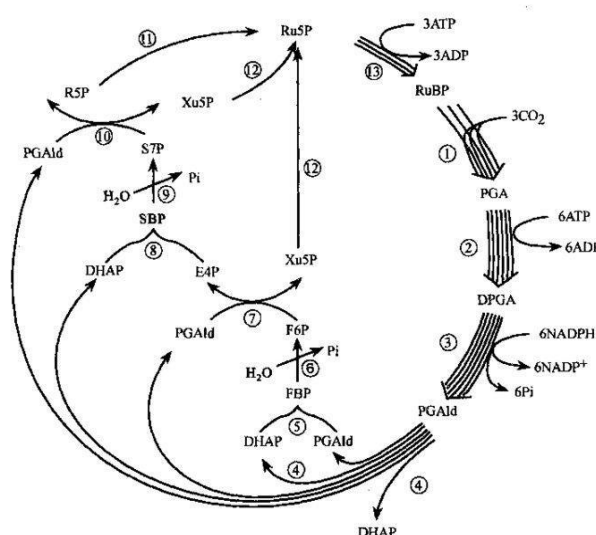
①Rubisco；②3-磷酸甘油酸激酶；

③3-磷酸甘油醛脱氢酶；

④磷酸丙糖异构酶；⑤二磷酸果糖醛缩酶；⑥1,6-二磷酸果糖酶；⑦转酮酶；

⑧二磷酸果糖醛缩酶；⑨1,7-二磷酸景天庚糖酶；⑩转酮酶；⑪磷酸核糖异构酶；

⑫5-磷酸核酮糖差向异构酶；⑬5-磷酸核酮糖激酶。



光合作用进行时，叶绿体基质中的 H<sup>+</sup>被转运到类囊体腔中使得 pH 增加。在碱性条件下，磷酸基团与羧基中的 H 会解离使得分子带两个和一个负电荷。

卡尔文的循环的总反应式可以写为： $3\text{CO}_2 + 9\text{ATP}^4 + 6\text{NADPH} + 5\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Tp}^{2-} + 9\text{ADP}^{3-} + 8\text{Pi}^{2-} + 6\text{NADP}^+ + 3\text{H}^+$

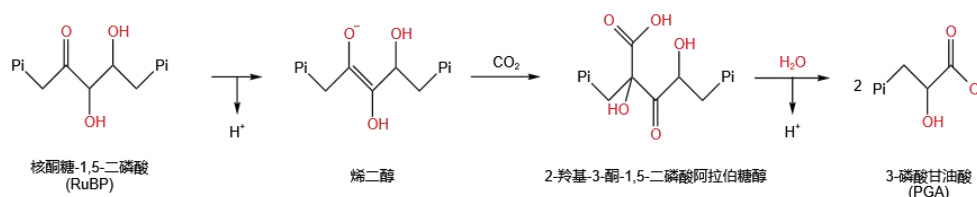
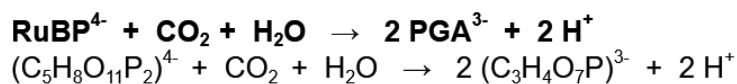
### 2. 羧化阶段



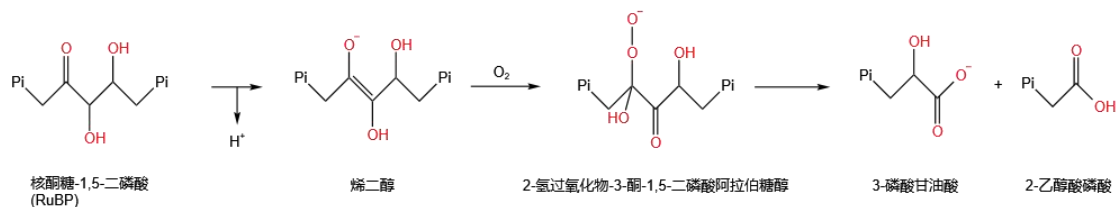
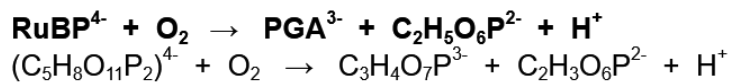
二氧化碳必须经过羧化阶段固定为羧酸才能被还原，RuBP 即为二氧化碳的受体。羧化阶段所需的酶是 Rubisco，Rubisco 既可以催化 RuBP 的羧化反应，也可以催化 RuBP 的加氧反应。催化哪个反应本质上取决于 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub> 的相对浓度。

当 CO<sub>2</sub> 浓度高时：RuBP 先发生酮-烯醇异构化产生烯二醇中间产物并脱去一

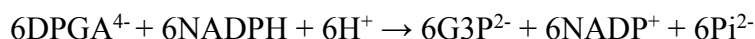
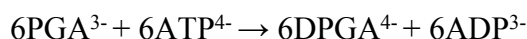
分子  $H^+$ 。脱去的氢离子位于 3-C，增大的 pH 使得 2-C 上的双键解离带负电。烯二醇中间产物与二氧化碳缩合生成 2-羧基-3-酮-1,5-二磷酸阿拉伯糖醇。此步骤中  $CO_2$  加在了 2-C 上，羧基中的 H 解离在 2-C 上形成  $COO^-$  基团。第三步反应在水的参与下发生水合作用（质子化作用），2-C 和 3-C 成键断开，上半部分加 H 于 PGA 的 2-C 上形成一分子 PGA。下半部分加 OH 在 1-C 上形成羧基，羧基在碱性环境下解离出一分子  $H^+$  形成第二分子 PGA。总反应由一分子 RuBP 与一分子水和二氧化碳羧化形成两分子 PGA 同时解离出两分子  $H^+$ 。



当  $O_2$  浓度高时：加氧反应速率增大，光呼吸增强。加氧反应的产物是一分子 2-乙醇酸磷酸与一分子 PGA。PGA 参与光合作用而 2-乙醇酸磷酸参与光呼吸。

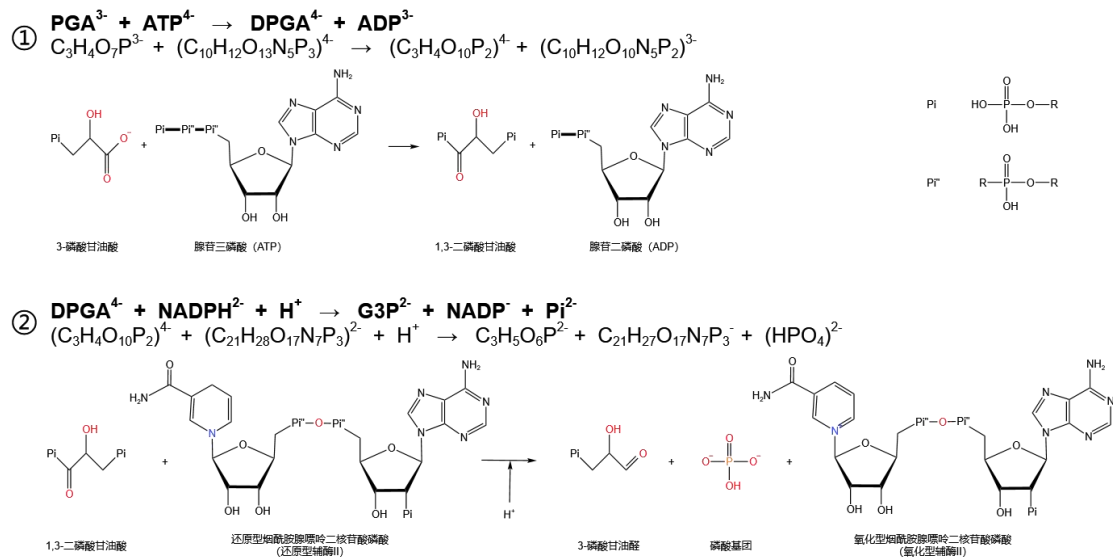


### 3. 还原阶段



还原阶段分两步进行将 PGA 转变为 G3P，先通过 ATP 高能磷酸分子的特性使 PGA 1-C 上的羟基替换为磷酸分子，再用还原性强的 NADPH 脱去 H 取代磷酸分子，从而实现从酸到醛的转变。在还原阶段，光反应阶段生成的 NADPH 与 ATP 均被利用还原为 G3P，由此完成光合作用的储能。反应过程中，一些 G3P 经过磷酸丙糖异构酶催化转为 DHAP。醛该反应一共形成六分

子 G3P 与 DHAP 进入下一阶段，G3P 与 DHAP 统称为丙糖 (TP)，这些丙糖可以进一步发生化学反应，可以在叶绿体内合成淀粉，也可以出叶绿体在细胞质基质里合成蔗糖。



第一步反应由 ATP 参与反应将 PGA 变为 DPGA，3-磷酸甘油酸激酶参与催化反应。反应时 PGA 1-C 的羧基中的羟基的 O-H 键断裂脱氢，与 ATP 上断开第三个高能磷酸键脱离的磷酸分子结合。DPGA 1-C 的磷酸分子与 ADP 最外羟基中的 H<sup>+</sup>解离形成 O<sup>-</sup>。

第二步反应由 NADPH 和 H<sup>+</sup>参与反应将 DPGA 还原为 G3P，3-磷酸甘油醛脱氢酶参与催化反应。在氢离子的参与下，NADPH 的酰胺基脱落一个 H 形成了更为稳定的方向环。脱落的 H 与 DPGA 的磷酸分子结合形成单独磷酸分子，DPGA 1-C 上的一个不饱和度由溶液环境中的 H<sup>+</sup>结合最终形成 G3P。

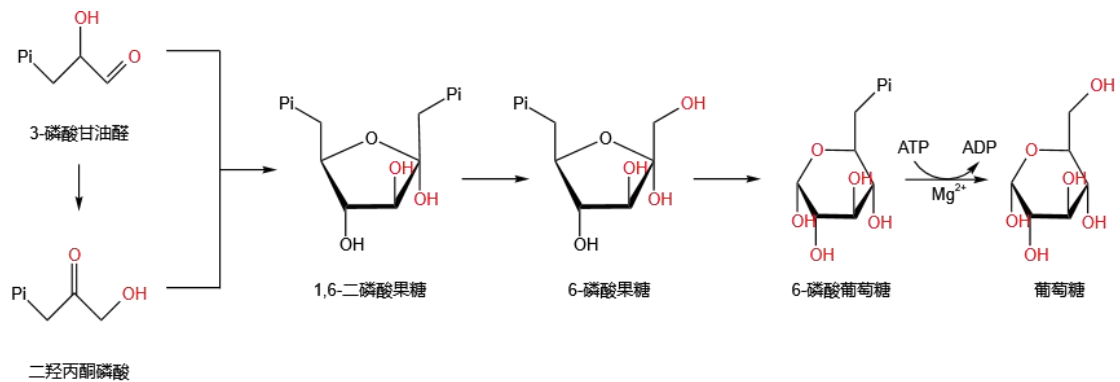
#### 4. 更新阶段

更新阶段是 TP 经过一系列的转变，再形成 RuBP 的过程。该反应过程在循环总图内表述更为清晰，文字描述过程如下：④一分子 DHAP 转运到细胞质基质合成有机物；⑤一分子 G3P 与一分子 DHAP 反应生成 FBP；⑥FBP 变为 F6P；⑦F6P 再结合一分子 G3P 形成 E4P 与 Xu5P；⑧E4P 再结合一分子 DHAP 形成 SBP；⑨SBP 变为 S7P；⑩结合最后一分子 G3P 形成 R5P 和 Xu5P；⑪R5P 与 ⑫7 和 10 中生成的 Xu5P 变为 Ru5P；⑬Ru5P 最后结合 ATP 重新变为 RuBP 和 ADP 完成一轮卡尔文循环。以上过程总计消耗还原阶段的六分子 TP。

## 五、糖异生

卡尔文循环中 6 分子 G3P 中 5 分子还原为 RuBP, 剩余的一分子 G3P 转化为 DHAP 生成葡萄糖, 其过程是糖酵解的逆反应过程, 但是糖酵解中己糖激酶和磷酸果糖激酶催化的反应是不可逆的。糖异生通过消耗比正反应更多的能量, 以葡萄糖-6-磷酸酶与果糖 1,6-二磷酸酶代替这两部反应。

过程分为四步进行: TP→1,6-二磷酸果糖→6-磷酸果糖→6-磷酸葡萄糖→葡萄糖。



## 六、光呼吸

## 七、结语