

Fotosentezin karanlık tepkimelerinde CO₂ özümlemesi 3 grup altında açıklanmaktadır.

- 1) C₃ bitkilerinde CO₂ özümlemesi (Calvin-Benson Mekanizması)
- 2) C₄ bitkilerinde CO₂ özümlemesi (Hatch-Slack Mekanizması)
- 3) KAM bitkilerinde CO₂ özümlemesi (Krasulasean Asit Metabolizması)

1. C₃ Bitkilerinde CO₂ Özümlemesi (Calvin-Benson Mekanizması)

Karbondioksit özümlemesinde ilk şeker oranı olarak 3 karbonlu şekerleri oluşturan bitkilere C₃ bitkileri denir. Bu tip CO₂ özümlemesi, Calvin Benson şeklinde adlandırılan bir seri tepkimeler sonunda oluşmaktadır.

Özümlemede CO₂ ilk önce 5 karbonlu bir bileşik olan **Ribüloz 1-5 difosfat tarafından alınmaktadır.** RiDP, Riboloz 1-5 difosfat karboksilaz enzimi aracılığıyla birer molekül CO₂ ve H₂O alarak 3 karbonlu 2 molekül 3-fosfo gliserik aside dönüşür.

Daha sonra 2 molekül 3 fosfogliserik asit oluşur. Bu arada ATP ADP ye dönüşür. Aktif haldeki 1,3 difosfogliserik asit molekülü 1H⁺ iyonu ile ışık tepkimelerinde oluşmuş 2 molekül NADPH dan iki

elektron alarak indirgenir. Bu tepkime sırasında maddeden 1 fosfat ayrılarak 2 molekül 3-fosfo gliseraldehit (3PGAL) oluşur.

Buraya kadar oluşan tepkimeler (yani CO₂ in RiDP ile bağlanarak 3PGAL ye indirgenmesi olayı) şu şekilde özetlenebilir:

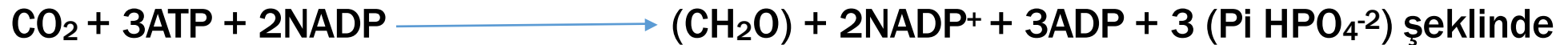


C3 CO₂ özümlemelerinde ilk oluşan kararlı ürün 3 Fosfogliseraldehittir ve Calvin -Benson döngüsünde anahtar görevi görür. Bu, bir seri karışık tepkimeleri başlatarak Ribuloz-5-fosfatın oluşmasını sağlar. Ri-5-P ise Ribuloz-5-fosfat kinaz enzimi ve ATP aracılığıyla döngünün başlangıç maddesi olan Ri-1-5-difosfata dönüşür.

Anahtar bileşik olan 3-PGAL in fazlası kloroplastlardan dışarı atılır ve glikoz, sakkaroz, fruktozanlar ve hücre duvarı karbonhidratları gibi çeşitli heksozların oluşması sağlanır. Ya da 3 PGAL plastidler içerisinde nişasta sentezini oluşturur veya çeşitli metabolik işlevlerde kullanılır. Bu tip karmaşık karbonhidrat bileşiklerinin sentezinde kullanılmak üzere fazladan 1 mol 3 PGAL oluşabilmesi için Calvin-Benson döngüsünün 3 kez tamamlanması gerekir.

Döngü 3 kez tamamlandığında 6 molekül 3 PGAL (18 karbon) oluşur. Bunun 5 tanesi 3 molekül Ri-1-5-disfosfatı oluşturur. Geriye kalan 1 molekül 3 PGAL ise daha önce açıklanan çeşitli heksozların oluşmasında kullanılan 3 PGAL dır.

Calvin-Benson döngüsünün tamamlanması için gerekli maddeler ile oluşan tepkime ürünleri



özetlenebilir.

C₃ BİTKİLERİNDE CO₂ ÖZÜMLEMESİ (CALVIN DÖĞÜSÜ)

C₃ Bitkilerinde CO₂ özümlelenip Glukozon oluşabilmesi birbirini takip eden tepkimeler zinciri ile oluşmaktadır.

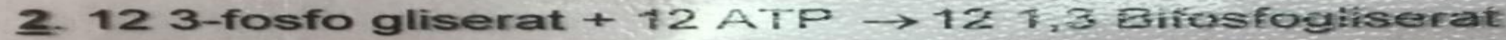
Tepkimenin başlaması için CO₂ nin Ribuloz-1,5- bifosfat tarafından tutulması gerekir. C₃ Bitkilerinde CO₂ tutucusu Ribuloz-1,5- bifosfat'tır.

Tepkimeler zinciri:

Ribuloz-1,5-bifosfat karboksilaz



Fosfogliserat kinaz



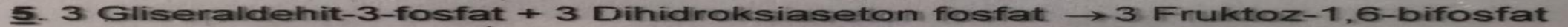
Gliseraldehit-3-fosfat dehidrogenaz



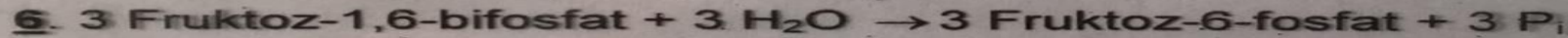
Trioz fosfat izomeraz



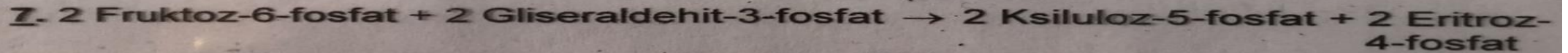
Aldolaz



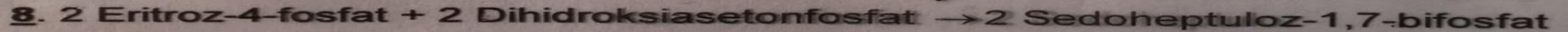
Fruktoz-1,6-bifosfataz



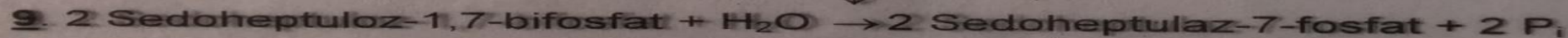
Transketolaz



Aldolaz



Sedoheptulaz-1,7-bifosfataz



Transketolaz



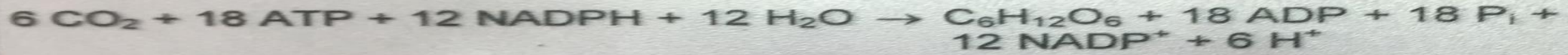
Fosfopentoz epimeraz



Fosforibuloz enaz

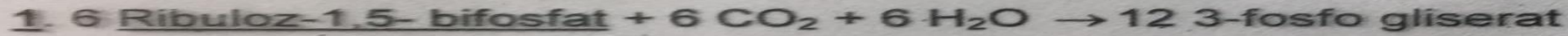


Toplam:



Reaksiyon sonucu oluşan Ribuloz-1,5-bifosfat tekrar su ve CO₂ ile reaksiyona girerek Calvin döngüsünü devam ettirmektedir.

Ribuloz-1,5-bifosfat karboksilaz



Calvin döngüsünde 6 karbonlu şeker olan Glukozun oluşabilmesi için Calvin döngüsünün 6 kez tekrarlanması gerekmektedir. Çünkü her bir döngü sonunda sisteme ancak 1 mol C dahil edilmektedir.

Döngü 6 kez tamamlandığında 12 mol Gliseraldehit-3-fosfat (36 C atomu) oluşmaktadır. Bunun 2 molü 1 mol glukozu oluşturmada kullanılmaktadır.

→ 2 mol Gliseraldehit-3-fosfat = 6 C ⇒ 1 mol Glukoz (6 C)

→ Geriye kalan 10 mol Gliseraldehit-3-fosfat (=30 C atomu) döngünün 6 kez tamamlanması için gerekli olan 6 mol Ribuloz-1,5-bifosfatın oluşumunda kullanılmaktadır.

Calvin döngüsünde Glukozun sentezlenmesi:

Calvin döngüsünün 6. basamağında oluşan fruktoz-6-fosfattan glukoz sentezlenmektedir. Reaksiyon zinciri:

Fosfoglukoz izomeraz



Glukoz-6-fosfataz



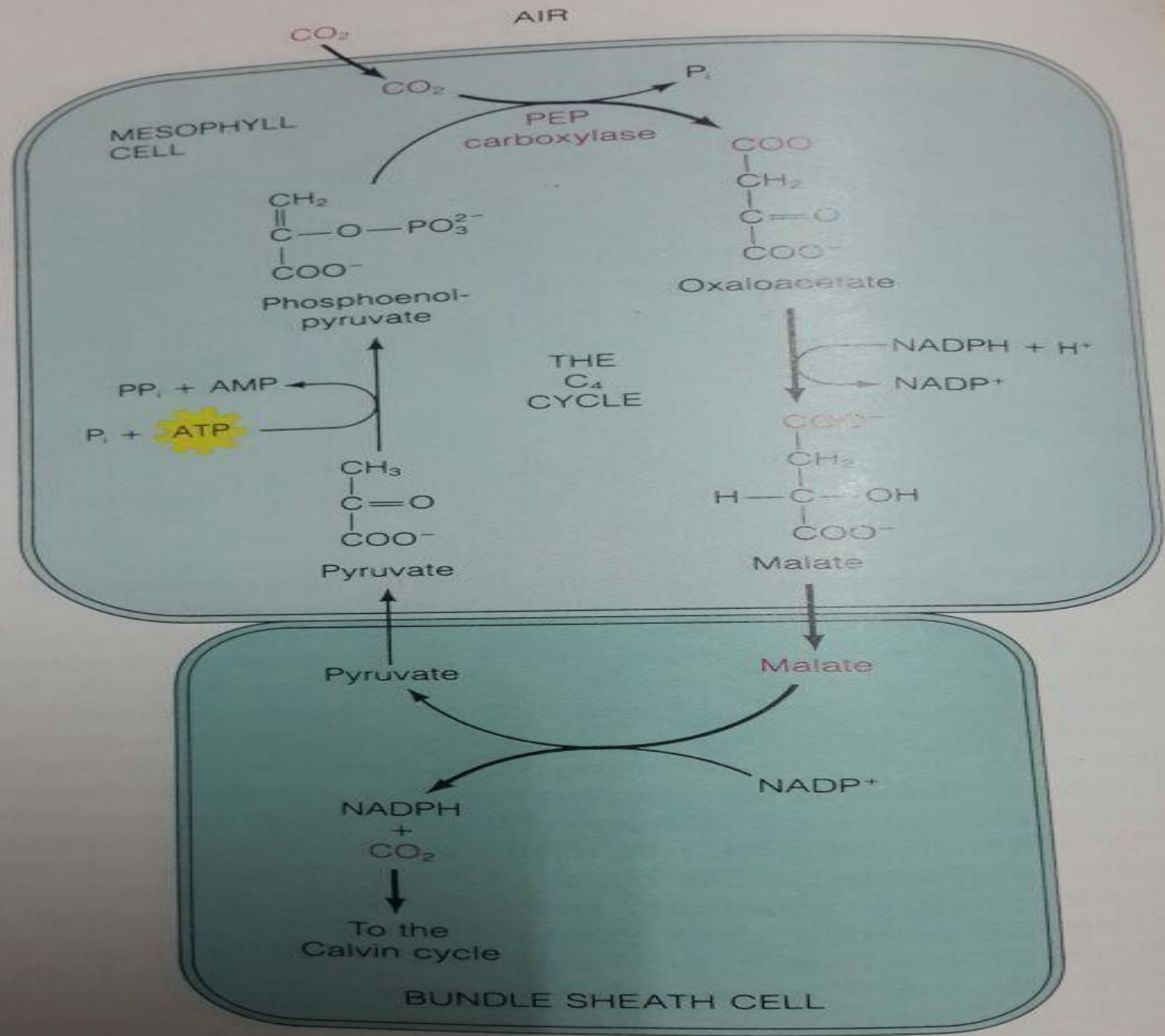
2. C4 Bitkilerde CO₂ Özümlemesi (Hatch-Slack Mekanizması)

CO₂ özümlemesinde ilk ürün olarak 4 karbonlu bileşiklerin oluştuğu CO₂ özümlemesi C3 tipi CO₂ özümlemesinden farklıdır ve bu tip CO₂ özümlemesi yapan bitkilere C4 bitkileri denir.

Farklı bitkiler üzerinde fotosentezle ilgili araştırmalar yapan araştırmacılar özellikle bazı sıcak iklim bitkilerinde (mısır, sorgum gibi) Calvin-Benson döngüsüne ek olarak daha farklı mekanizma ile ve daha fazla miktarda fotosentezin oluştuğunu saptamışlardır.

C4 bitkilerinden mısır, sorgum, şeker kamışı ve tropik çayır bitkilerinde CO₂, Ribuloz 1-5 difosfat tarafından değil de fosfoenolpiruvat (PEP) tarafından fikse edildiği saptanmıştır.

Bu bitkilerde karbondioksit özümlemesi yani karboksilasyon ve CO₂ in açığa çıkarılması yani dekarboksilasyon yaprağın değişik hücrelerinde oluşmaktadır. Karboksilasyon yaprakların mezofil hücrelerinde oluşurken, dekarboksilasyon destek doku hücrelerinde gerçekleşmektedir. Destek doku hücreleri floem ve ksilem iletim dokularının çevresinde yoğunlaşırken, mezofil hücreleri de iki tabaka halinde destek doku hücrelerinin çevresinde destek doku hücrelerinin çevresinde yer almaktadır.



C4 bitkilerinde CO₂ özümleme mekanizması özet olarak;

- 1) Pirüvik asit ATP ve Pi ile fosforilize olarak fosfoenolpirüvik asit oluşur. Bunun tuzu fosfoenolpirüvattır (PEP). Bu tepkime için ATP ve fosfoenolpirüvikasit karboksilaz enzimine ihtiyaç vardır.**
- 2) PEP, CO₂ ve H₂O ile tepkimeye girerek Pi açığa çıkar ve oksal asetik asit (OAA) oluşur.**
- 3) OAA özel malat dehidrogenas enzimi yardımıyla NADPH tarafından malik aside indirgenebilir. Ya da**
- 4) OAA aspartat aminotransferaz enzimi yardımıyla transaminasyona uğrarak aspartik asit oluşur. Bu durumda absorbe edilen CO₂ amino asit metabolizmasında kullanılır.**
- 5) 3 basamakta açıklandığı şekilde oluşan malik asit enzimi yardımıyla NADPH tarafından dekarboksilize edilerek CO₂ ve pirüvik asit oluşur. Açığa çıkan CO₂ Ri 1-5 difosfat tarafından absorbe edilerek Calvin-Benson döngüsüne göre özümelenir.**

CO₂ ile birlikte oluşan pirüvik asit 1. basamakta açıklandığı şekilde tepkimeye girer ve döngü sürer.

Optimum koşullar altında C4 bitkilerinde fotosentez oranı diğer bitkilere göre yaklaşık 2 kat daha fazladır. PEP karboksilaz enzimi RIDP-karboksilaz enzimine göre daha düşük CO₂ konsantrasyonlarını değerlendirebilir. Bu durum C4 bitkileri için önemli bir avantajdır.

C4 bitkileri su noksanlığına karşı daha dayanıklıdır.

C4 bitkilerinde PEP-karboksilaz enzimi düşük sıcaklığa karşı duyarlıdır. Bu nedenle C4 döngüsü sıcak iklim yöresi bitkilerinde oluşur.

3. KAM Bitkilerinde CO₂ Özümlemesi (Krassulasean Asit Mekanizması)

Krassulasean asit mekanizması ile CO₂ özümlemesi yapan bitkiler KAM bitkileri olarak adlandırılmıştır. Bu bitkiler tipik olarak arid (kurak) yöre bitkileridir. Bu bitkilerin bazıları çölde, su kapsamı düşük sığ topraklarda ve tuz stresi gösteren koşullarda yetişirler. KAM bitkilerini Crassulaceae, Cactaceae ve Euphorbiaceae familyalarına giren bitkiler oluşturur.

KAM bitkilerinde stomalar gece açıldığı için buhar halinde su yitmesi absorbe edilen CO₂ e oranla çok azdır. Stomaları gündüz tamamen kapandığı için su kaybı en az düzeye iner.

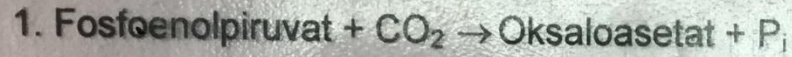
KAM bitkilerinde malik asidin dekarboksilasyonu (CO₂ in açığa çıkarılması) sonucu CO₂ özümленerek fotosentez sürdürülür.

Yapılan araştırmalara göre kazanılan her 1 gram CO₂ için KAM bitkilerinde 50-100 g buhar halinde su yitmesine karşın C4 bitkilerinde 500 g, C3 bitkilerinde ise 1000 g su buhar halinde yiter.

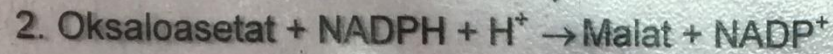
KAM Bit kilerinde CO₂ fiksasyonu yolu

Tepkimeler:

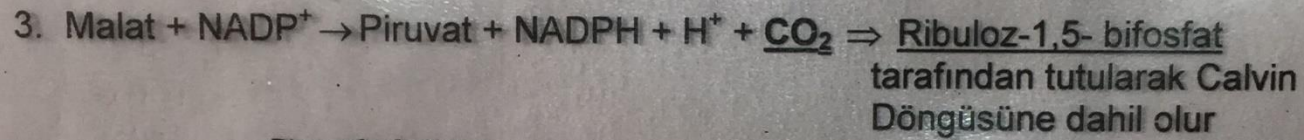
Fosfoenolpiruvat karboksilaz



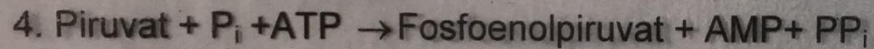
Malat dehidrogenaz



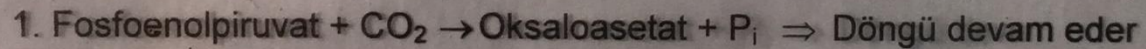
Malat dehidrogenaz



Piruvatfosfodikinaz



Fosfoenolpiruvat karboksilaz



Krassulasean asit metabolizmasına göre KAM bitkilerinde CO₂ özümlemesi yolu:

Gece açılan stomalardan giren CO₂ sitoplazma içerisinde bulunan PEP karboksilaz enzimi yardımıyla PEP tarafından tutulur ve oksalasetik asit (OAA) oluşur. CO₂ in tutucusu olan PEP ise geceleri nişastanın glikolitik olarak parçalanması sonucu oluşmaktadır. Bu tip bitkilerde geceleri nişasta miktarlarının önemli oranda değişmesi bunun önemli bir kanıtıdır.

Oksal asetik asit malatdehidrogenaz enzimi aracılığıyla malik aside dönüşür. Malik asit ise gece boyunca hücre vakuolleri içerisinde birikir.

Gündüz stomalar kapanır ve malik asit NADH malik enzimi aracılığıyla dekarboksilasyona uğrar ve CO₂ oluşur.

Burada 2 görüş vardır;

- 1) Malik asidin dekarboksilasyonu sonucu açığa çıkan CO₂ Calvin-Benson döngüsüne girerek karbonhidratların sentezi gerçekleşmektedir.**
- 2) Malik asit oksalasetik aside dönüşmekte ve OAA in dekarboksilasyonu sonucu CO₂ oluşmakta ve oluşan CO₂ Calvin-Benson döngüsüne girerek karbonhidratların sentezi gerçekleşmektedir.**

KAM bitkileri çeşitli yönlerden C4 bitkilerinden farklılık gösterir. Örneğin KAM bitkilerinde malik asit CO₂ in biriktirdiği bir madde olarak görev yapmasına karşın, C4 bitkilerinde malik asit CO₂ vericisi olarak görev yapan aktif bir ara maddedir.

KAM bitkilerinin özellikleri özet olarak;

- 1) KAM bitkilerinde stomalar gece açılır**
- 2) Transpirasyon gece oluşur**
- 3) CO₂ alımı gece olur**
- 4) Asit içeriği gece yükselir**
- 5) Nişasta miktarı geceleyin azalır**
- 6) Asit miktarı gündüz azalır**
- 7) Nişasta miktarı gündüz artar**
- 8) Gündüz stomalar kapandığı için gaz halinde su yitmesi yok denecek düzeye iner**