

Fotosyntéza

- ❖ je jeden z nejdůležitějších dějů v přírodě.
- ❖ v průběhu fotosyntézy dochází k zachycení sluneční energie (fotonů) a k následné syntéze organických látek (sacharidy, mastné kyseliny a prekurzory aminokyselin) z oxidu uhličitého a vody.
- ❖ mezi organismy mající schopnost provádět fotosyntézu patří vyšší rostliny, zelené, červené a hnědé řasy, jednobuněčné sinice, zelené a purpurové bakterie.
- ❖ reakce probíhající během fotosyntézy se dají rozdělit do dvou základních dějů:
 - primární děj (přenos elektronů a protonů + tvorba NADPH + H⁺ a ATP světelná fáze).
 - sekundární děj (fixace uhlíku – Calvinův cyklus – redukce CO₂ na C₆H₁₂O₆ temnostní fáze).



Chloroplasty

- ❖ Celý proces fotosyntézy je u eukaryotních organismů lokalizován v chloroplastech.
- ❖ Uvnitř chloroplastů jsou diskovité membránové váčky zvané **thylakoidy**, které jsou vzájemně propojené a vytváří **tzv. grana**.
- ❖ Chloroplasty jsou organely velmi podobné mitochondriím. Mají **tři typy membrán**: vnější membránu, vnitřní membránu a membránu thylakoidů.
- ❖ Membrány určují tři oddělené prostory: mezimembránový prostor, stroma a lumen thylakoidů.
- ❖ Chloroplast patří mezi **semiautonomní organely**, tzn., že obsahuje svoji vlastní DNA.
- ❖ **Primární děj fotosyntézy** probíhá především **v thylakoidní membráně**.
- ❖ **Sekundární děj fotosyntézy** se odehrává **ve stromatu chloroplastu**.

Plant Cell Chloroplast Structure

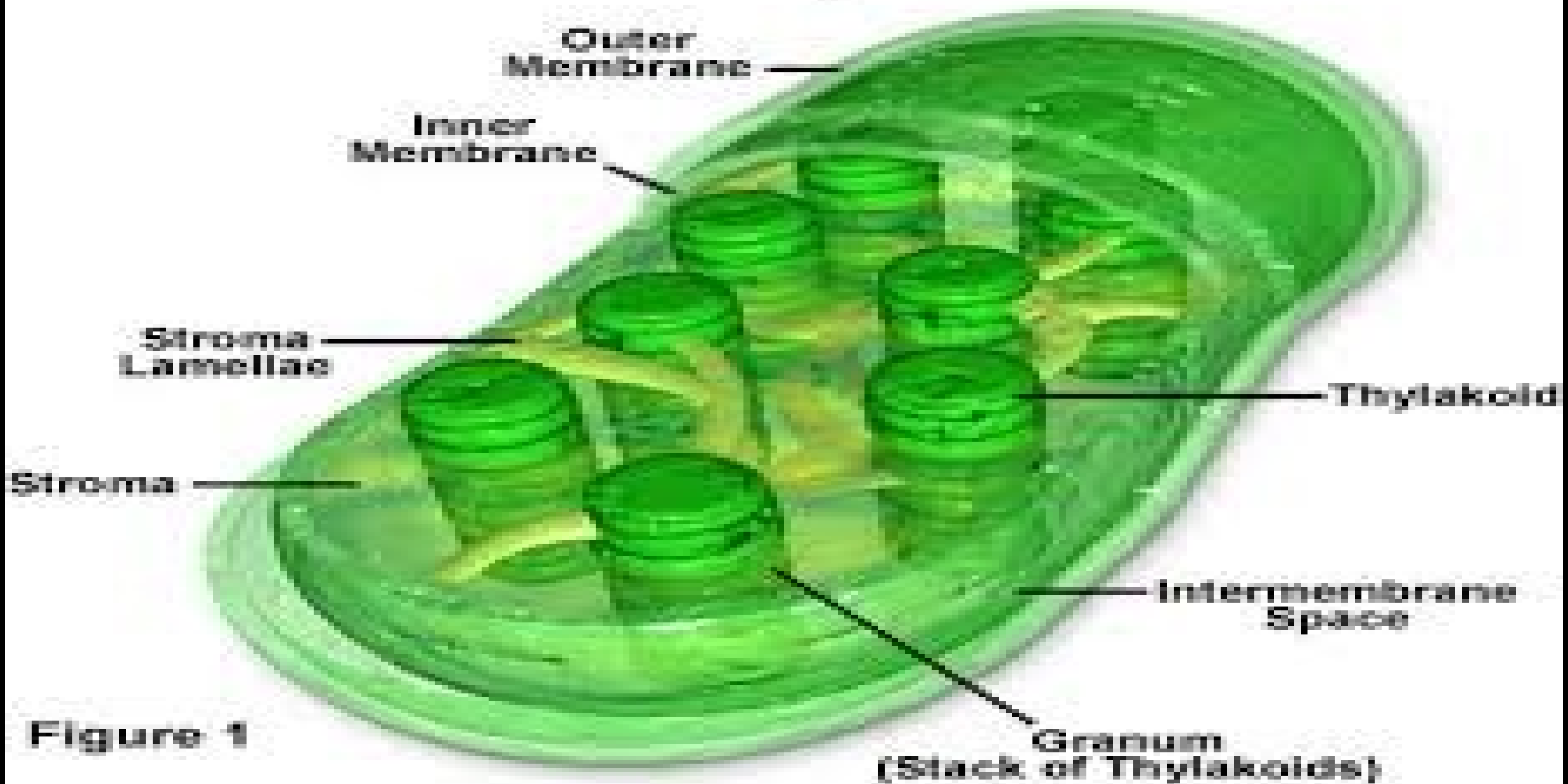
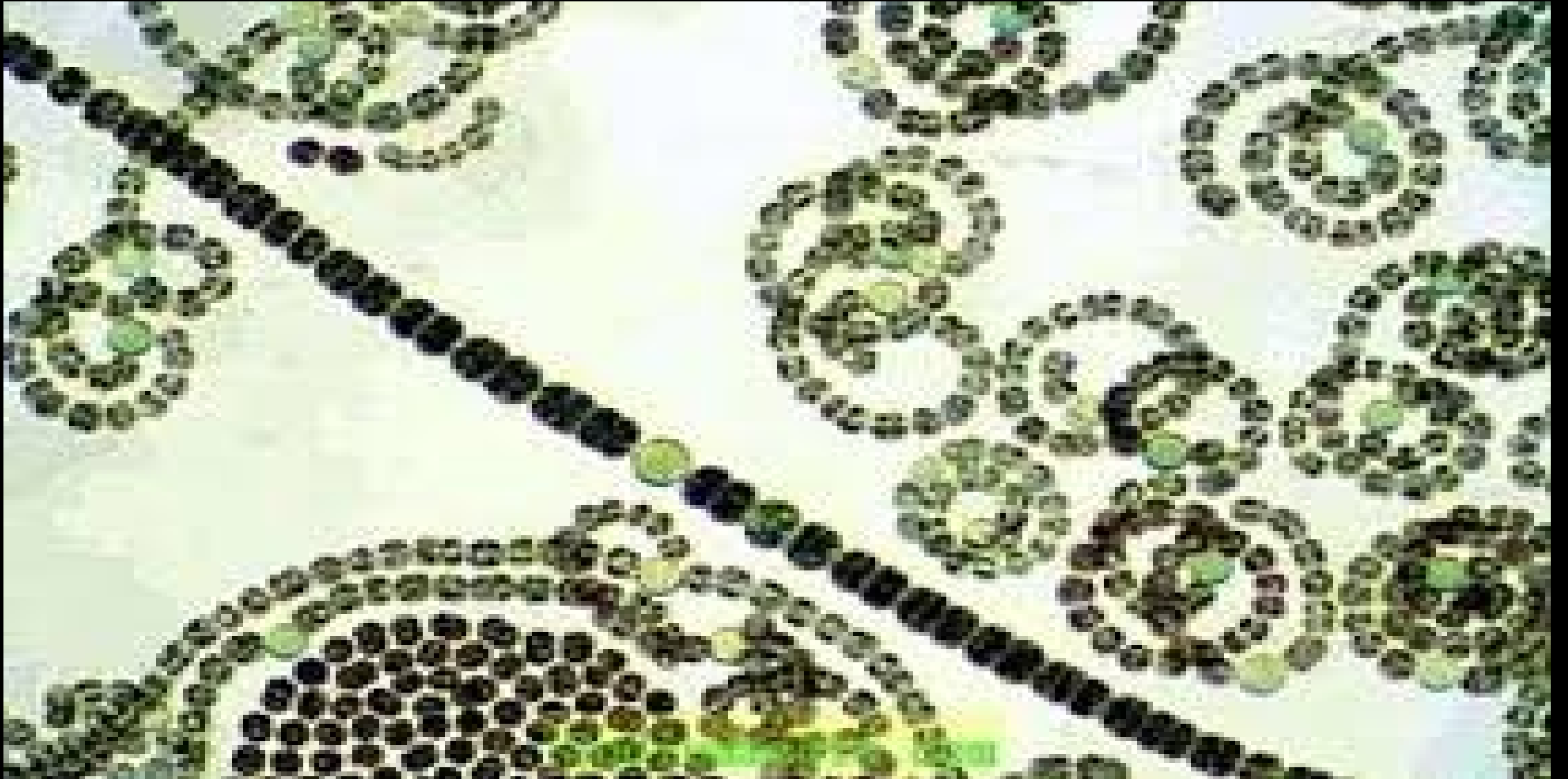


Figure 1

Fotosyntetizující cyanobakterie – Sinice - předkové, kteří se evolučně přetvořili na současné chloroplasty.



- ❖ Cyanobakterie měly významný podíl na vytvoření kyslíkaté atmosféry na Zemi.
- ❖ objevily se v prekambriu před 3 - 2,5 miliardami let a před 2 miliardami let se staly dominující skupinou organismů na Zemi.
- ❖ vlastní vývoj cyanobakterií souvisí s anaerobními fotosyntetizujícími bakteriemi (chlorobakterie a purpurové bakterie), které jsou považovány za jejich předky.
- ❖ Samotné cyanobakterie však představují slepou vývojovou větev.
- ❖ Jsou-li sinice kultivovány v řízených podmínkách, mohou být zdrojem perspektivních biologických pesticidů a farmakologicky velmi účinných selektivních cytostatik (využití v onkologii), virocidních látek (patenty proti viru HIV) apod.

Primární – světelná fáze fotosyntézy

- ❖ Fotosyntéza je pochod poháněný světlem (energií fotonů).
- ❖ chloroplasty obsahují rostlinné pigmenty, které mají mnoho **konjugovaných dvojných vazeb**.
- ❖ takovéto molekuly **silně pohlcují viditelné světlo**.
- ❖ hlavními rostlinnými pigmenty jsou chlorofyly.
- ❖ chlorofyly lze řadit mezi **cyklické tetrapyroly (porfyriny) s komplexně navázaným hořečnatým iontem**.
- ❖ kromě chlorofylů, rostliny obsahují i jiné pigmenty (např. karoteny a xanthofyly).
- ❖ **karoteny (např. β-karoten) jsou nenasycené alifatické uhlovodíky o sumárním vzorci $C_{40}H_x$** .
- ❖ **xanthofyly (např. lutein) jsou deriváty β-karotenu obsahující v molekule kyslíkaté zbytky**.

- ❖ Primární fotosyntetická reakce probíhá ve **fotosyntetických reakčních centrech**, které jsou lokalizovány **v thylakoidní membráně**.
- ❖ reakční centrum je součástí **fotosystému I i II** a obsahuje **speciální pár molekul chlorofylu *a***.
- ❖ pouze chlorofyl *a* v reakčním centru je schopen se oxidovat, tj. je schopen přeměnit energii pohlceného fotonu na energii chemickou.
- ❖ ostatní pigmenty fungují jako **světlosběrné antény**, tj. předávají si energii pohlceného fotonu z jedné molekuly antenního pigmentu na druhou, až nakonec energie pohlceného fotonu dospěje do fotosyntetického reakčního centra, kde dojde k oxidaci molekuly chlorofylu *a*.
- ❖ tyto světlosběrné pigmenty (**chlorofyl *a* a *b*, karoteny a lutein**) jsou součástí světlosběrného komplexu.

Reakční centra fotosystémů

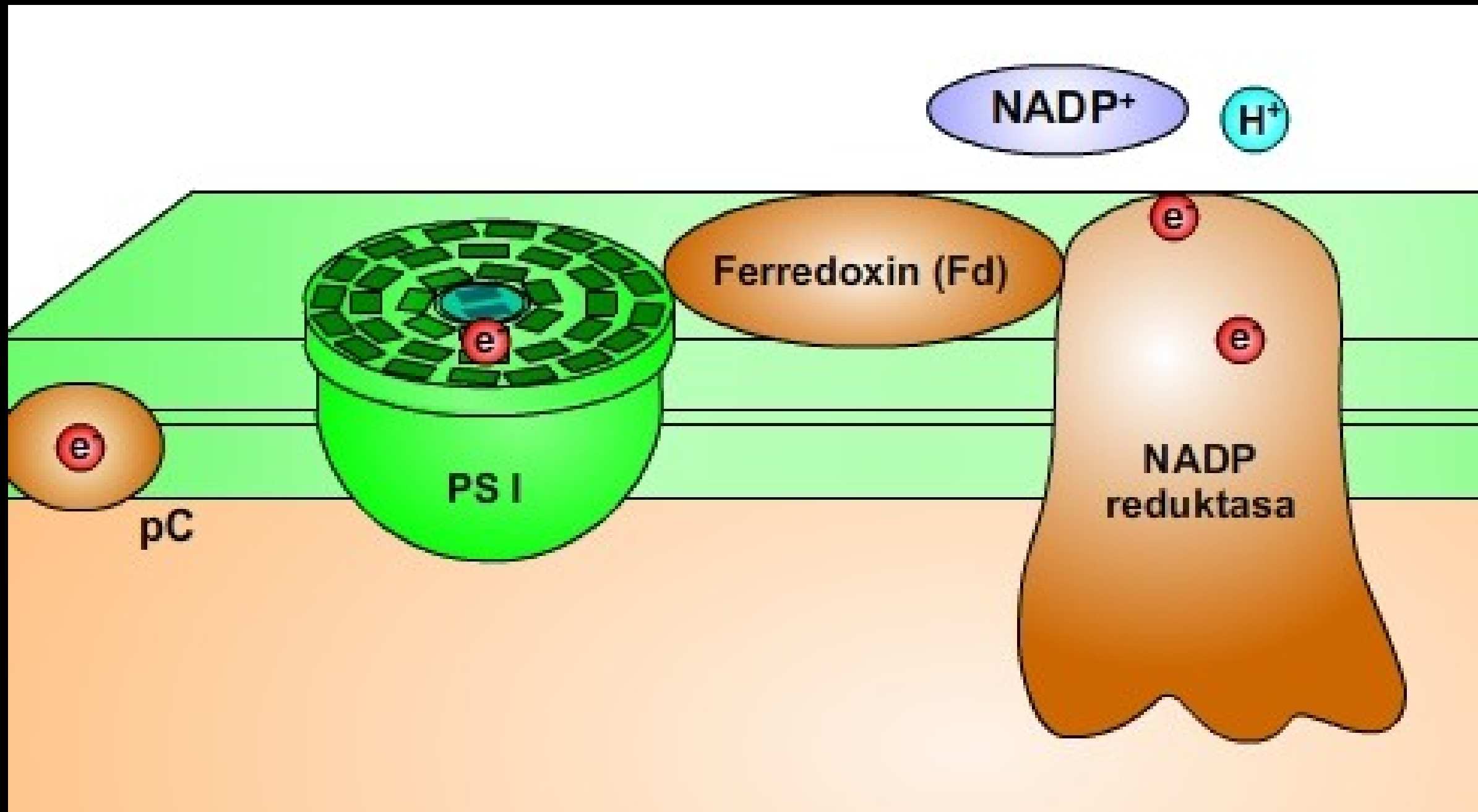
- ❖ Reakční centrum fotosystému je **proteinový komplex, který v sobě váže speciální pár molekul chlorofylu a .**
- ❖ chlorofyl a v reakčním centru **PS II se označuje P_{680}** , podle vlnové délky maxima své absorpce.
- ❖ po dopadu fotonu dojde k vyzáření elektronu, který je **předán akceptoru.**
- ❖ vzniká kladně nabitá molekula chlorofylu, která je velmi silným oxidačním činidlem.
- ❖ kladně nabitá molekula chlorofylu ihned **přebírá elektron od donoru a vrací se do svého základního stavu.**
- ❖ **donor elektronu se regeneruje elektronem vzniklým fotolýzou vody.**

- ❖ **kyslík-uvolňující enzymatický komplex** naváže dvě molekuly vody a usnadňuje vznik kyslíku tím, že **postupně molekulám vody odnímá elektrony a protony**.
- ❖ protony (vodíkové ionty) se uvolňují do lumen thylakoidu.
- ❖ elektron z akceptoru (**= feofytin**) je přenášen **na plastochinon**.
- ❖ aby vznikla jedna molekula kyslíku, musí se oxidovat dvě molekuly vody tak, že se jim odeberou čtyři elektrony.
- ❖ kyslík se uvolní až v posledním kroku a uvolňuje se do ovzduší.

Funkce fotosystému I

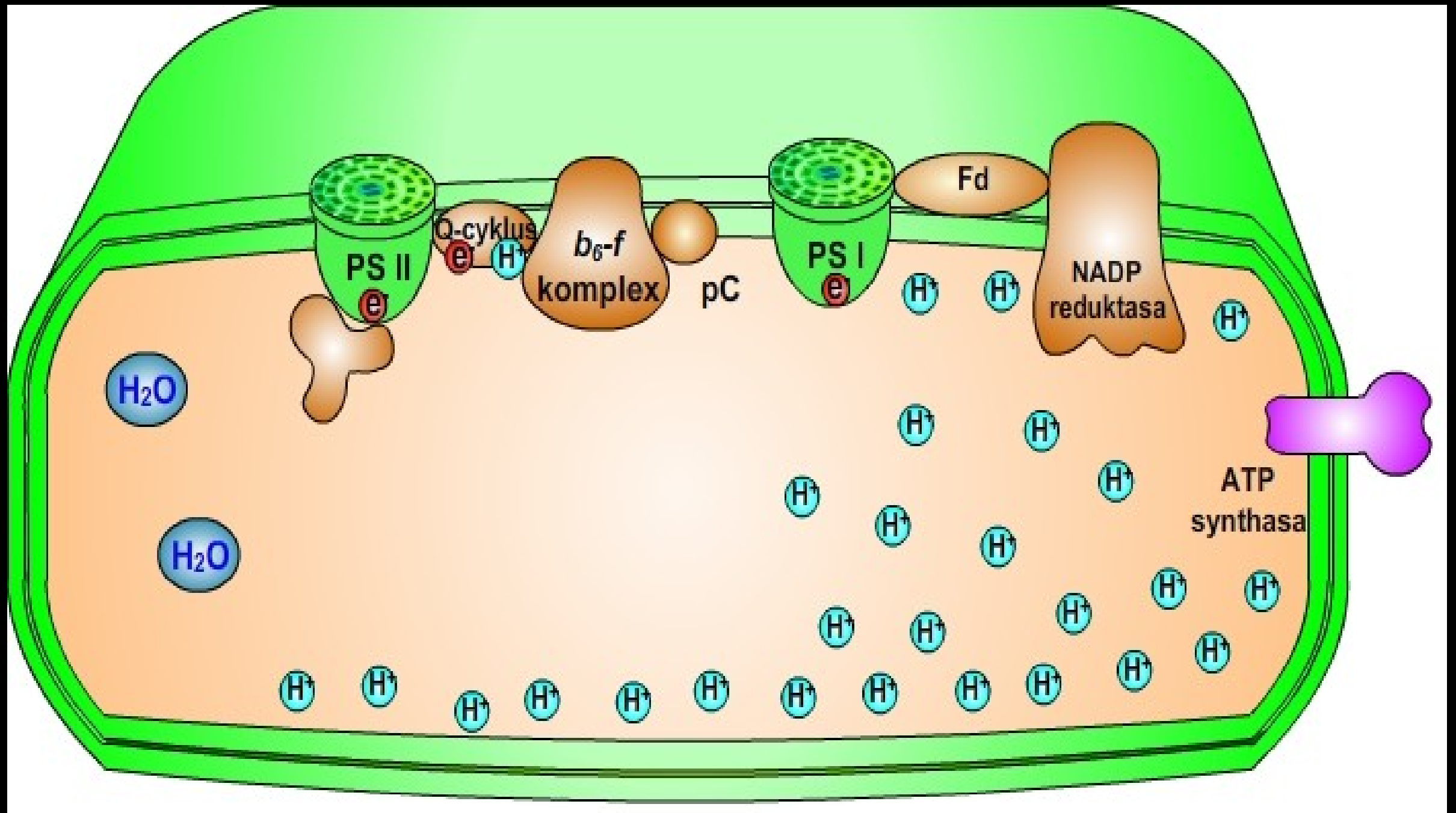
- ❖ **Fotony v PS I** pohlcuje molekula **chlorofylu α** s **absorpčním maximem při vlnové délce 700 nm (P700)**.
- ❖ uvolněná energie je využita pro **excitaci elektronu** z molekuly chlorofylu α .
- ❖ excitovaný elektron přebírá **akceptor fotosystému I, ze kterého přechází na ferredoxin (Fd)**.
- ❖ oxidovaná molekula chlorofylu přijímá elektron **z plastocyaninu (pC)**.
- ❖ plastocyanin přebírá elektron **z cytochrom b_6-f komplexu** a vrací se do svého původního stavu.
- ❖ Elektron **z ferredoxinu** přechází na enzym zvaný **NADP-reduktasa**, kde dochází k redukci koenzymu NADP^+ na $\text{NADPH} + \text{H}^+$.





Funkce fotosystému II

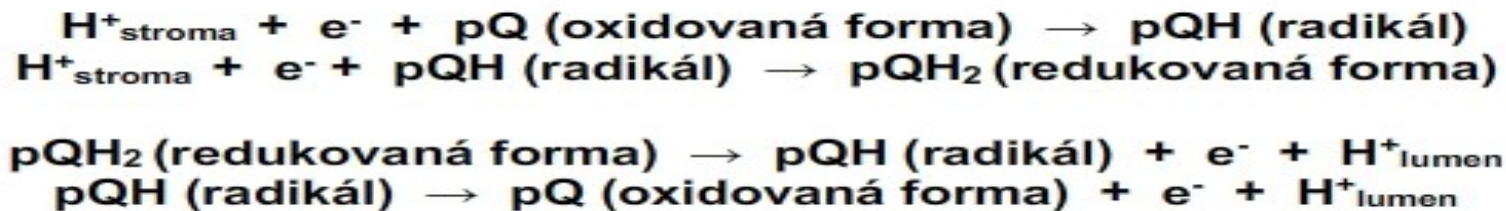
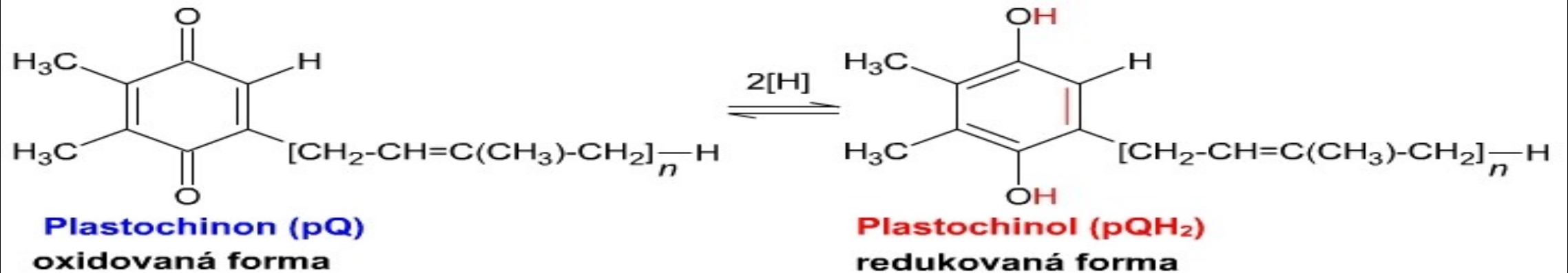
- ❖ U rostlin dochází k fotochemickým reakcím ve dvou reakčních center patřících PS I a PS II, **která pracují v sérii.**
- ❖ z excitovaného PS II se vymrští elektron, který **prochází řadou přenašečů až na PS I.**
- ❖ elektron, který se vymrští z excitovaného PS I, přechází na ferredoxin a posléze redukuje NADP^+ na NADPH.
- ❖ **energie uložená v rozdílu koncentrací protonů na obou stranách membrány tylakoidů se využívá k syntéze ATP** prostřednictvím **ATP-synthasy.**
- ❖ PS II obsahuje **kyslík uvolňující komplex**, který **oxiduje $2\text{H}_2\text{O}$ na 4H^+ a kyslík**, který se uvolní až po odebrání všech čtyř elektronů.
- ❖ **produkty (NADPH a ATP) přecházejí do Calvinova cyklu, kyslík se uvolňuje do ovzduší.**

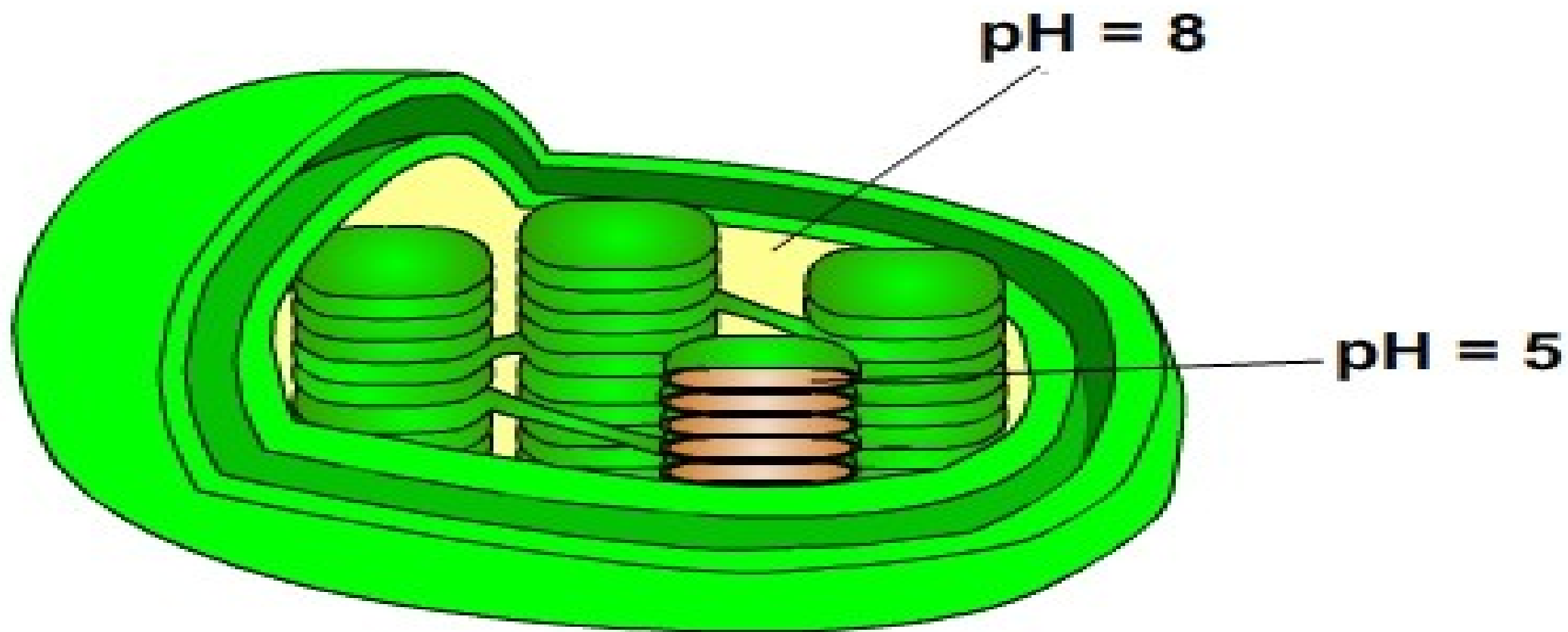


Syntéza ATP

- ❖ V průběhu fotosyntézy se vytváří **elektrochemický protonový gradient mezi lumen tylakoidů a stroma chloroplastů**.
- ❖ Prvním procesem, který přispívá ke vzniku protonového gradientu, je **fotolýza vody**.
- ❖ Druhým procesem, který přispívá ke vzniku protonového gradientu, je **přenos protonů ze stromatu do lumen prostřednictvím plastochinonu** (na každý přenesený elektron jsou přeneseny přibližně 2 protony).
- ❖ Třetím procesem, který přispívá ke vzniku protonového gradientu, je **redukce NADP^+ na $\text{NADPH} + \text{H}^+$** .
- ❖ Při této reakci jsou spotřebovány dva protony.

- ❖ tyto tři procesy vytvářejí elektrochemický protonový gradient (**koncentrace protonů je v lumen daleko vyšší než ve stromatu**).
- ❖ vyšší koncentrace protonů má za následek nižší hodnotu pH ($\text{pH}_{\text{lumen}} = 5$, $\text{pH}_{\text{stroma}} = 8$).





$$\text{pH} = -\log_{10}(c_{\text{H}_3\text{O}^+})$$

- ❖ Energie uložená v rozdílu koncentrací protonů na obou stranách membrány se využívá k syntéze ATP prostřednictvím ATP-synthasy.
- ❖ **při přechodu protonů z lumen tylakoidů zpět do stromatu vzniká energie, která pohání syntézu ATP** z ADP a anorganického fosfátu P.
- ❖ tato syntéza ATP se nazývá **fotofosforylace**.
- ❖ předpokládá se, že na vznik jedné molekuly ATP je zapotřebí zpětného přenosu čtyř protonů v závislosti na velikosti protonového gradientu.
- ❖ ATP přechází do Calvinova cyklu, kde se zpět rozkládá na ADP a anorganický fosfát, přičemž se uvolňuje energie.

- ❖ **PS II vytváří silné oxidační činidlo**, schopné oxidovat H_2O , a současně **slabé redukční činidlo** (není schopno redukovat $NADP^+$).
- ❖ **PS I vytváří slabé oxidační činidlo** (není schopné oxidovat vodu) a současně **silné redukční činidlo**, které je již schopno redukovat $NADP^+$.
- ❖ Slabé redukční činidlo (PS II) je schopno redukovat slabé oxidační činidlo (PS I).
- ❖ **aby se mohl uskutečnit fotosyntetický přenos elektronů z H_2O na $NADP^+$, musí fungovat společně oba fotosystémy.**

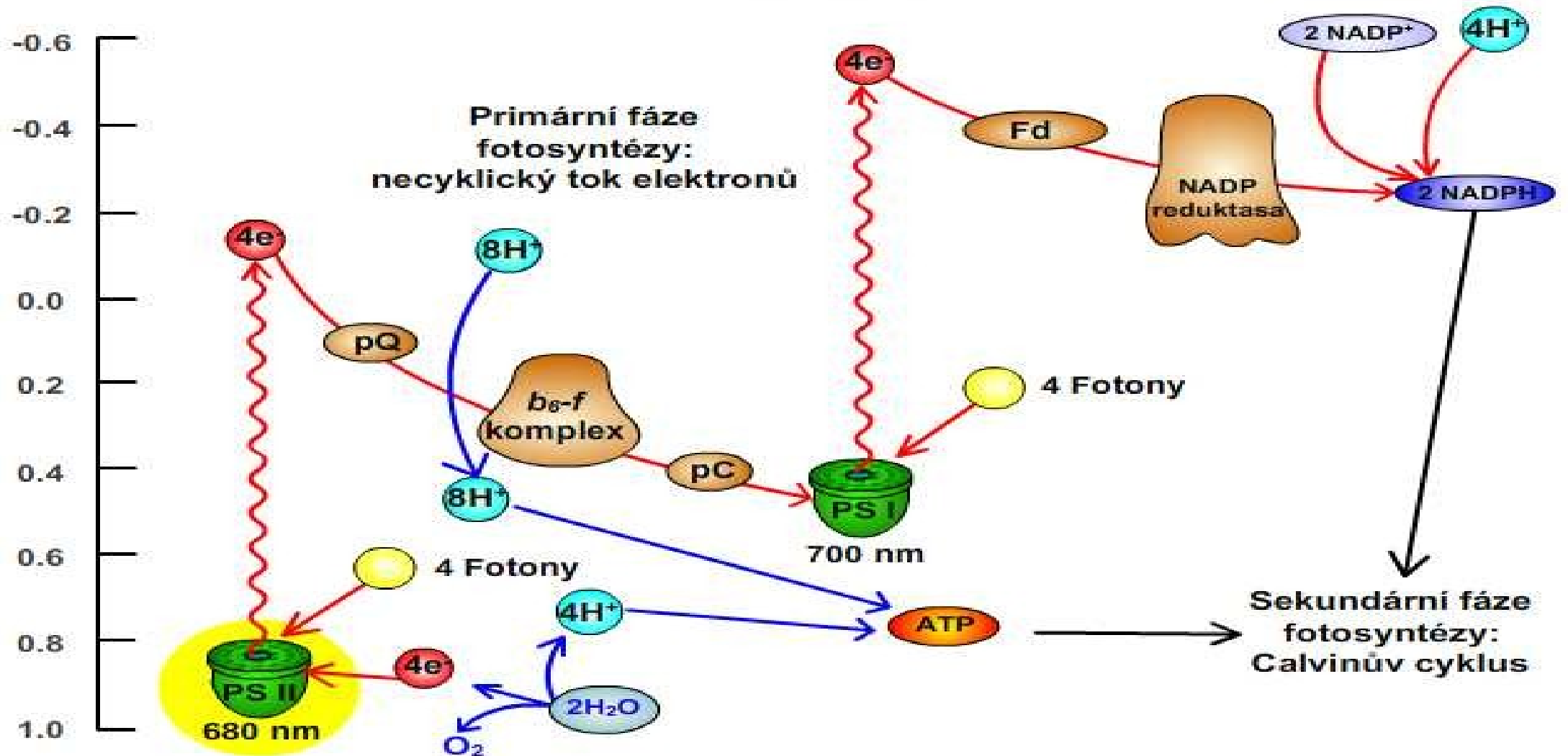
Cyklický tok elektronů

- ❖ Elektron **z ferredoxinu se může vrátit na plastochinon** do Q_R místa.
- ❖ tím se uskuteční **cyklický přenos elektronů mezi PS I a cytochrom b_6-f komplexem.**
- ❖ cyklický tok elektronů má za následek zvýšení protonového gradientu, což může vést k **vyšší tvorbě ATP.**
- ❖ **$NADPH + H^+$ při cyklickém toku nevzniká,** neboť elektrony, které jsou nutné k redukci $NADP^+$ na $NADPH + H^+$, se vracejí zpět na cytochrom b_6-f komplex.

Vzájemné propojení fotosystémů PS I a PS II

Redoxní potenciál (V)

Z-schéma

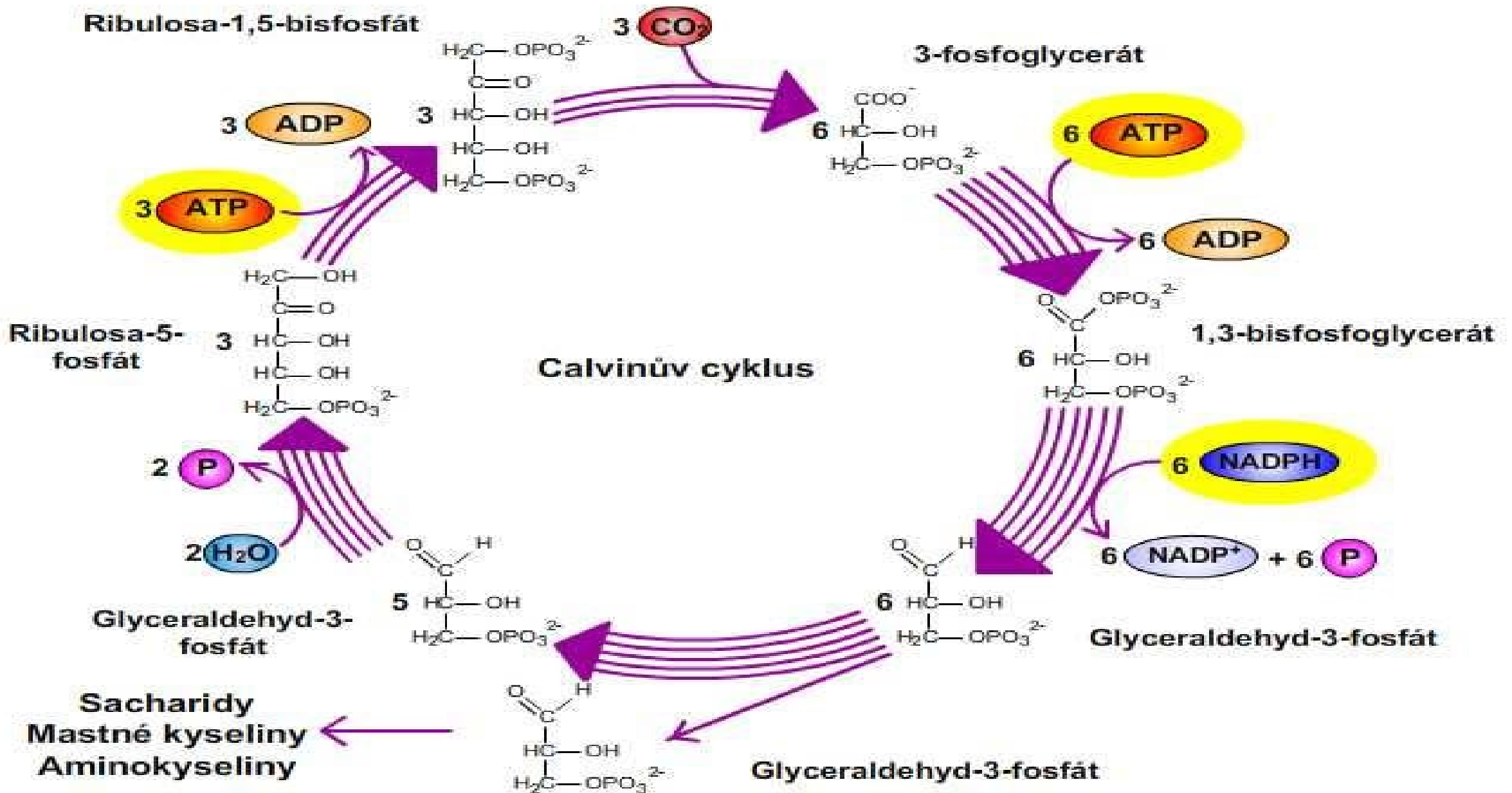


PS = Fotosystém; pQ = Plastochinon; pC = Plastocyanin; Fd = Ferredoxin

Sekundární fáze fotosyntézy – Calvinův cyklus

- ❖ Produkty primárního děje fotosyntézy (molekuly ATP a NADPH) vstupují do sekundárního děje fotosyntézy, do tzv. Calvinova cyklu.
- ❖ NADPH zde působí jako redukční činidlo, ATP jako makroergická sloučenina, která svým rozkladem dodává energii endergonickým procesům.
- ❖ v Calvinově cyklu se anorganický uhlík (vázaný v molekule oxidu uhličitého) mění na uhlík organický.
- ❖ akceptorem oxidu uhličitého je **ribulosa-1,5-bisfosfát**, enzym katalyzující tuto reakci se nazývá **ribulosa-1,5-bisfosfátkarboxylasa (RuBisCO)**.
- ❖ V Calvinově cyklu vzniká **glyceraldehyd-3-fosfát**, který se metabolickými drahami přeměňuje na **sacharidy a jiné organické látky**.

Sekundární fáze fotosyntézy



Fotorespirace a C4 rostliny

- ❖ Rostliny nemusí kyslík pouze produkovat, ale mohou ho (vedle mitochondriálního dýchání) vázat místo CO_2 .
- ❖ jedná se o tzv. **fotorespiraci**, která omezuje rychlost fotosyntézy rostlin.
- ❖ některé druhy rostlin **koncentrují CO_2 ve fotosyntetizujících buňkách**, čímž se omezí ztráty vzniklé fotorespirací.
- ❖ jedná se o **tzv. C4 rostliny**.
- ❖ mezi tyto rostliny patří tropické rostliny (např. třtina cukrová či kukuřice).

- ❖ C4-rostliny obsahují 2 typy buněk: **mezofylové buňky (fixace CO₂)** a **buňky pochvy cévního svazku (uvolnění CO₂ do Calvinova cyklu)**.
- ❖ v chloroplastech mezofylových buněk **chybí RuBisCO**.
- ❖ tyto buňky přeměňují CO₂ na HCO₃⁻, který reaguje s fosfoenolpyruvátém za vzniku **oxalacetátu**.
- ❖ Oxalacetát je redukován na **malát**, který přechází do buněk cévního svazku, kde se dekarboxyluje na **pyruvát**.
- ❖ vzniklý CO₂ vstupuje do Calvinova cyklu.
- ❖ Oxalacetát a malát jsou čtyřuhlíkaté kyseliny, proto označení C4 rostliny.
- ❖ Fotosyntéza u C4 rostlin je energeticky více náročná než u C3 rostlin, avšak tímto mechanismem úplně potlačí fotorespiraci.

Fotorespirace a C4 rostliny

