

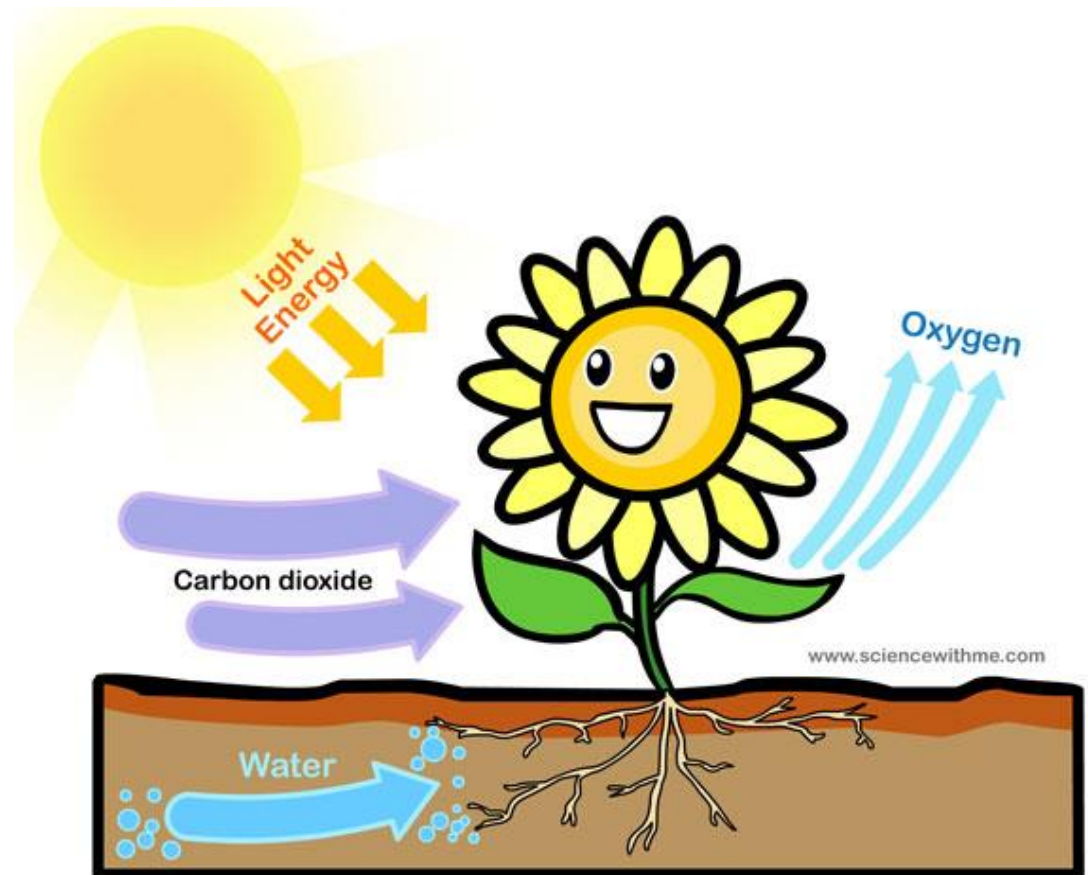
Fotosyntéza



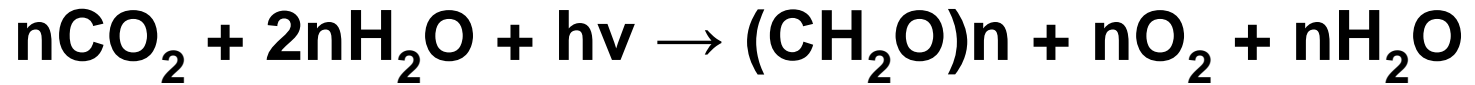
Fotosyntéza

Proces ve kterém dochází k transformaci světelné energie na energii nově vznikajících chemických vazeb. Díky tomu mohou rostliny, řasy nebo cyanobakterie syntetizovat molekuly cukrů z široce dostupných substrátů (jako je CO_2 a H_2O). Během fotosyntézy je u rostlin z molekul vody uvolněn molekulární kyslík.

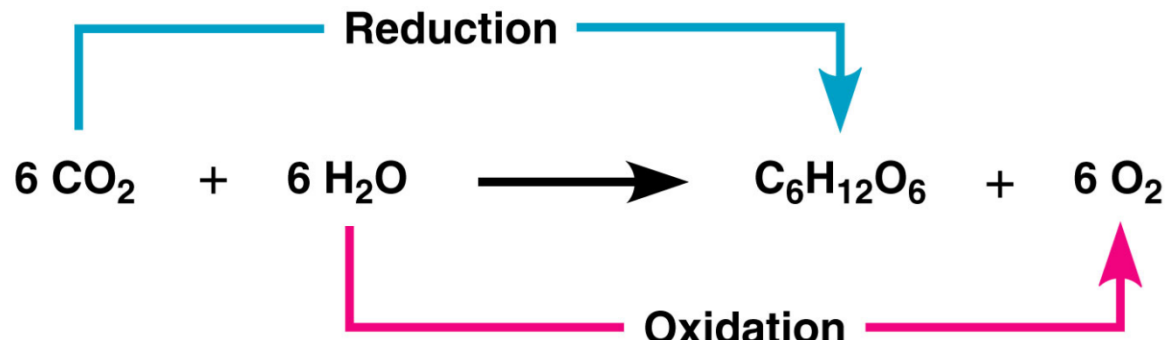
Fotosyntéza je koncepčně opačný proces k buněčné respiraci, ve které je glukóza degradována na CO_2 a H_2O .



Obecně lze rovnici fotosyntézy vyjádřit jako:



Voda na obou stranách reakce vyjadřuje to, že je zároveň substrátem a produktem fotosyntézy. Voda slouží jako donor elektronů. Ve zjednodušené formě pak lze proces popsat:



Některé bakterie využívají jiné donory, např. H_2S , atomární síru, dusíkaté látky atd.

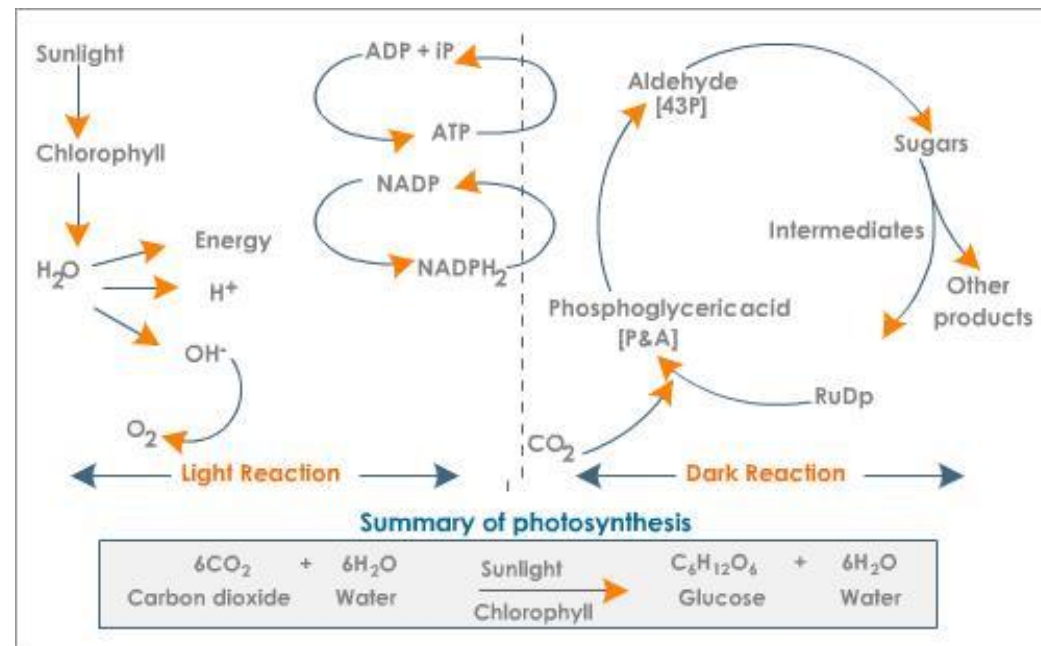


Fotosyntéza probíhá ve 2 fázích – **Světelná a temná fáze.**

Ve světelné fázi dochází k zachycení energie, která je využita pro rozklad H_2O a transport elektronů z jedné části membrány na druhou.

Následně jsou elektrony využity pro redukci $NADP^+$ a pro vytvoření H^+ gradientu a syntézy ATP.

V temné fázi jsou molekuly ATP a NADPH využity pro vazbu a redukci CO_2 na cukry.



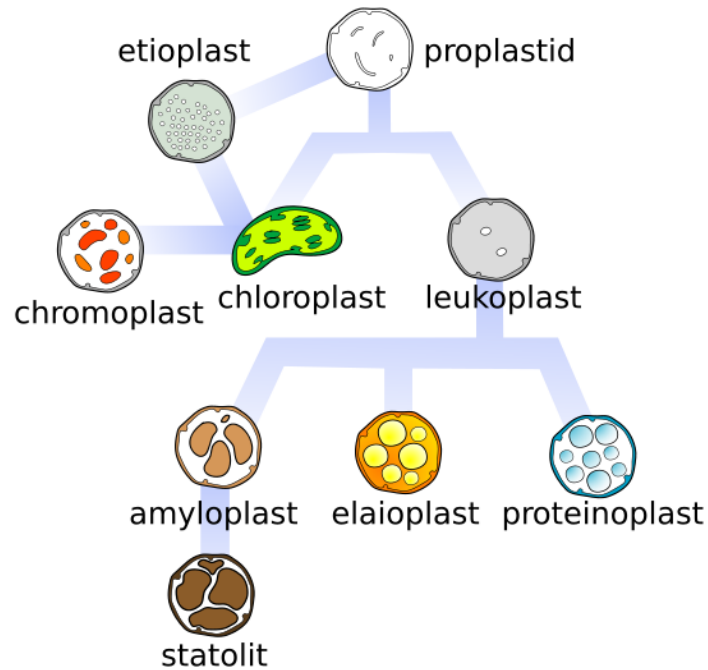
Proplastid

Proplastid je nezralý plastid neschopný fotosyntézy, přítomný především v dělivých pletivech rostlin

Vývoj

Všechny plastidy v dané rostlině vznikají z linie proplastidů, které byly přítomny v zygotě (oplozeném vajíčku) - a tyto obvykle pochází od matky, protože dědičnost plastidů je u mnoha rostlin **maternální**.

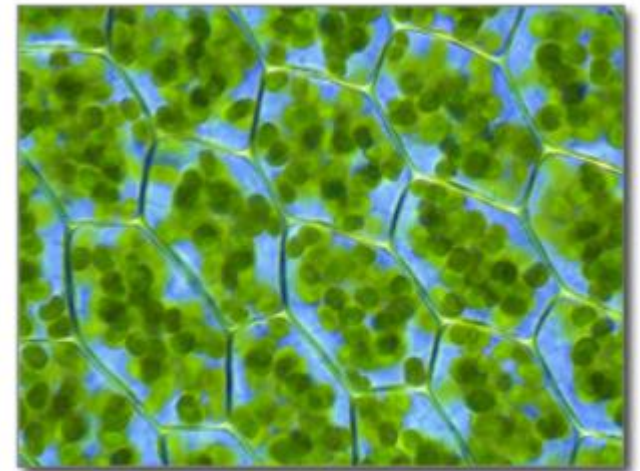
Proplastidy se dělí v meristémeh rostliny, načež se specializují na jednotlivé druhy plastidů, jako je například chloroplast či leukoplast



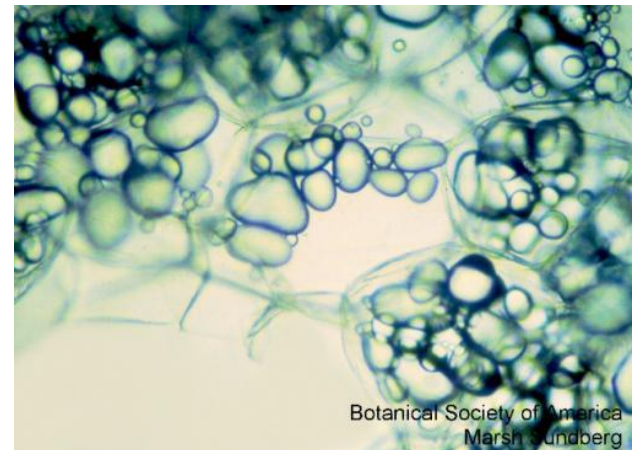
Popis

Obsahují obvykle rudimenty tylakoidních membrán bez fotosyntetických barviv. Dále mohou být pozorovány různé invaginace membrán, ribozomy nebo škrobová zrna. Buňky apikálních meristémů obsahují asi 10-20 proplastidů, i když počty jsou jen přibližné. Metabolismus a transkripce v proplastidech je nízká, pravděpodobně se oba děje nastartují až poté, co se spustí proces diference plastidu, k čemuž asistuje také jaderný genom.

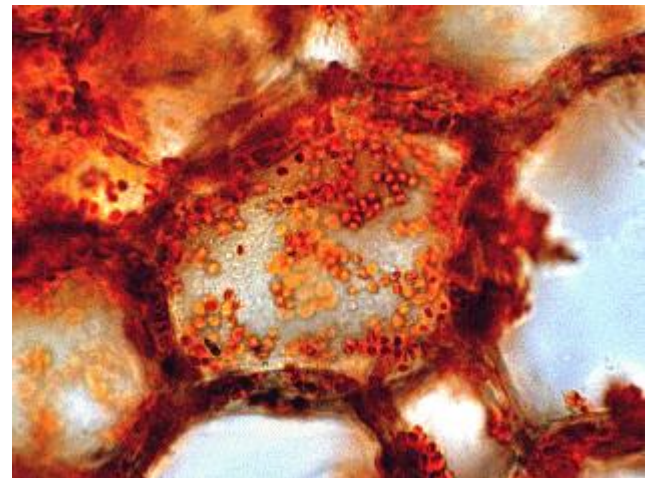
U rostlin fotosyntéza probíhá ve specializovaných organelách - chloroplastech. **Chloroplast** kromě fotosyntézy reguluje i jiné biochemické procesy – např. Syntézu mastných kyselin nebo aminokyselin. Chloroplast je jedním typem specializovaných organel v buňce rostlin – plastidů. Plastidy se liší koncentrací pigmentu chlorofylu. Nejvíce chlorofylu je produkováno v chloroplastech.



Leukoplasty naopak nemají žádný pigment a slouží ke skladování zásobních látek -škrobu, tuků a proteinů, regulují syntézu mastných kyselin nebo hemu.

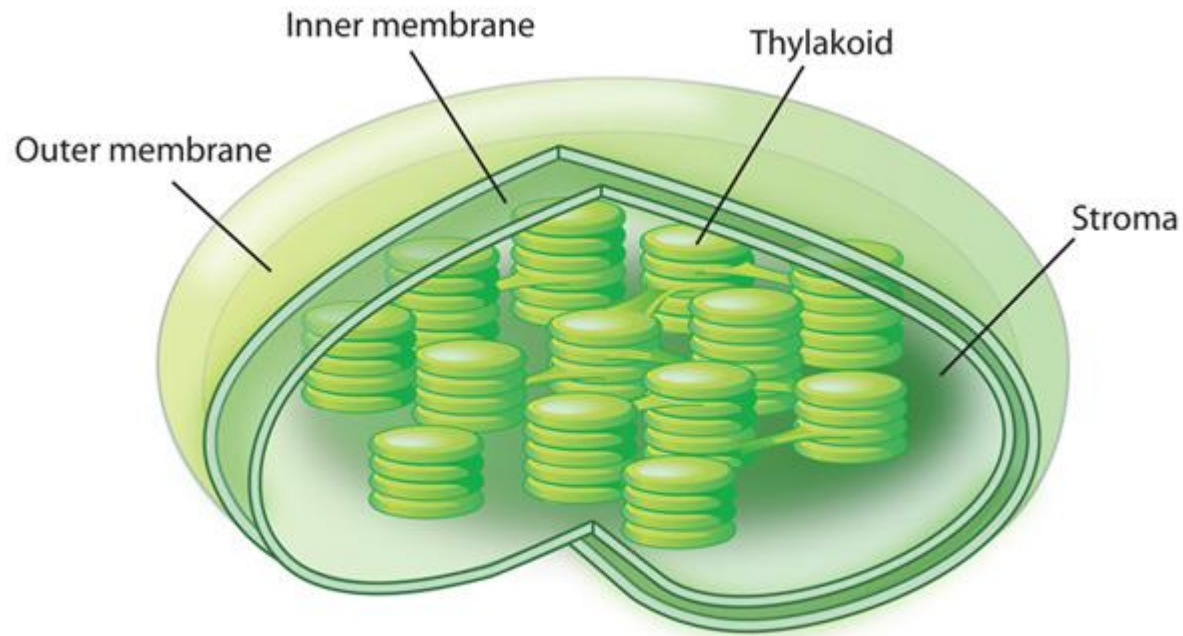


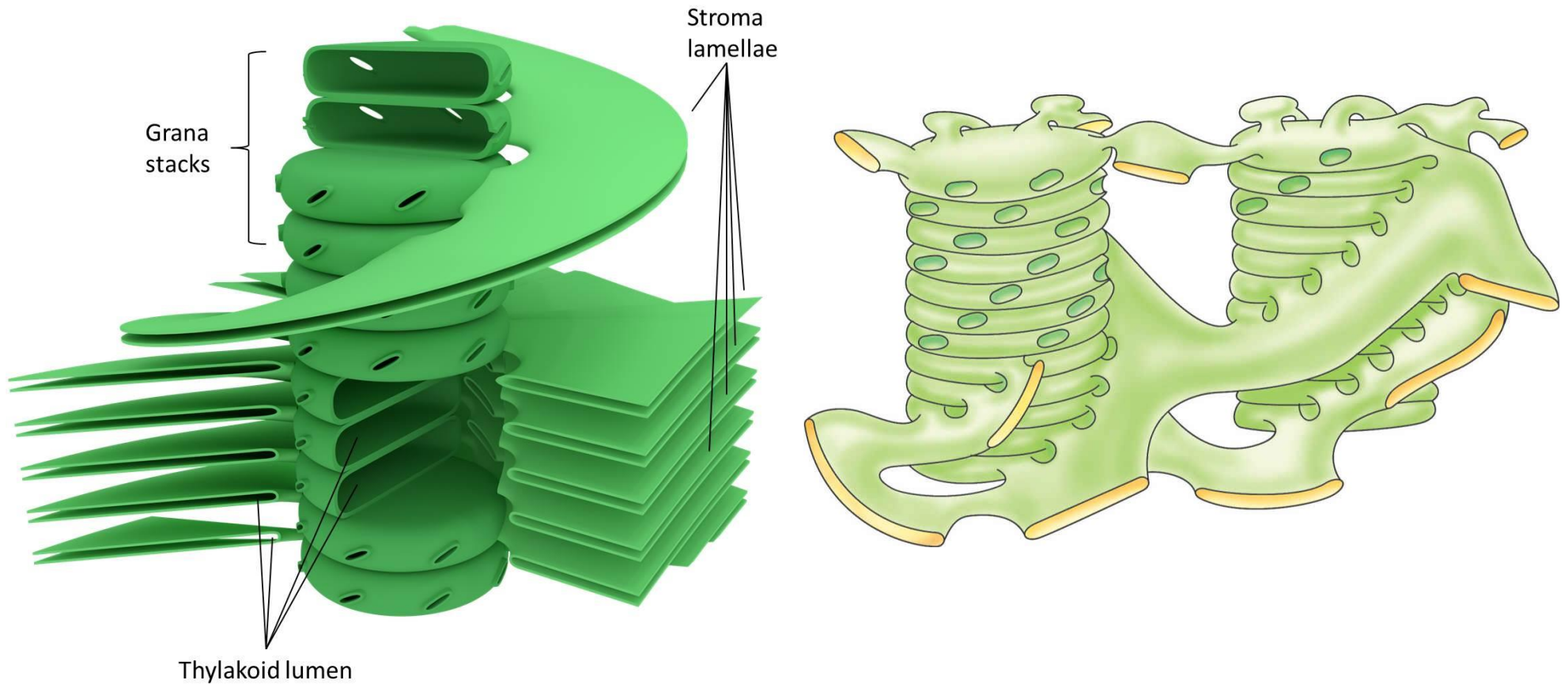
Chromoplasty – obsahují a syntetizují jiné druhy pigmentů (karotenoidy, xantofyly) – barvy květů, plodů, kořene. Ztráta zeleného chlorofylu odkrývá chromoplasty v listech. Ty obsahují karotenoidy způsobující červené/žluté zbarvení listu před jeho opadání.



Podobně jako u mitochondrií, chloroplasty mají svoji DNA a jsou obalené membránou. Oproti mitochondriím mají ale membrány 3 – vnější, vnitřní a tylakoidní.

Prostor mezi tylakoidy a vnitřní membránou se nazývá **Stroma**. Vnitřní membrána má rozdílnou funkci než mitochondriální, fotosyntetický systém je poskládán do tylakoidní membrány.





Tylakoidy jsou místem světelné fáze fotosyntézy. Je ohraničen tylakoidní membránou a vyplň nazýváme **lumen**.

Tylakoidy vytvářejí disky. Ty se mohou na sebe skládat a vytváří grana. Sloupce grana jsou mezi sebou propojeny internacionálními a stromálními tylakoidy. Tvar tylakoidů reflektuje potřebu co největšího aktivního povrchu nutného pro zachycení dostatečného množství světla.

Světelná část fotosyntézy

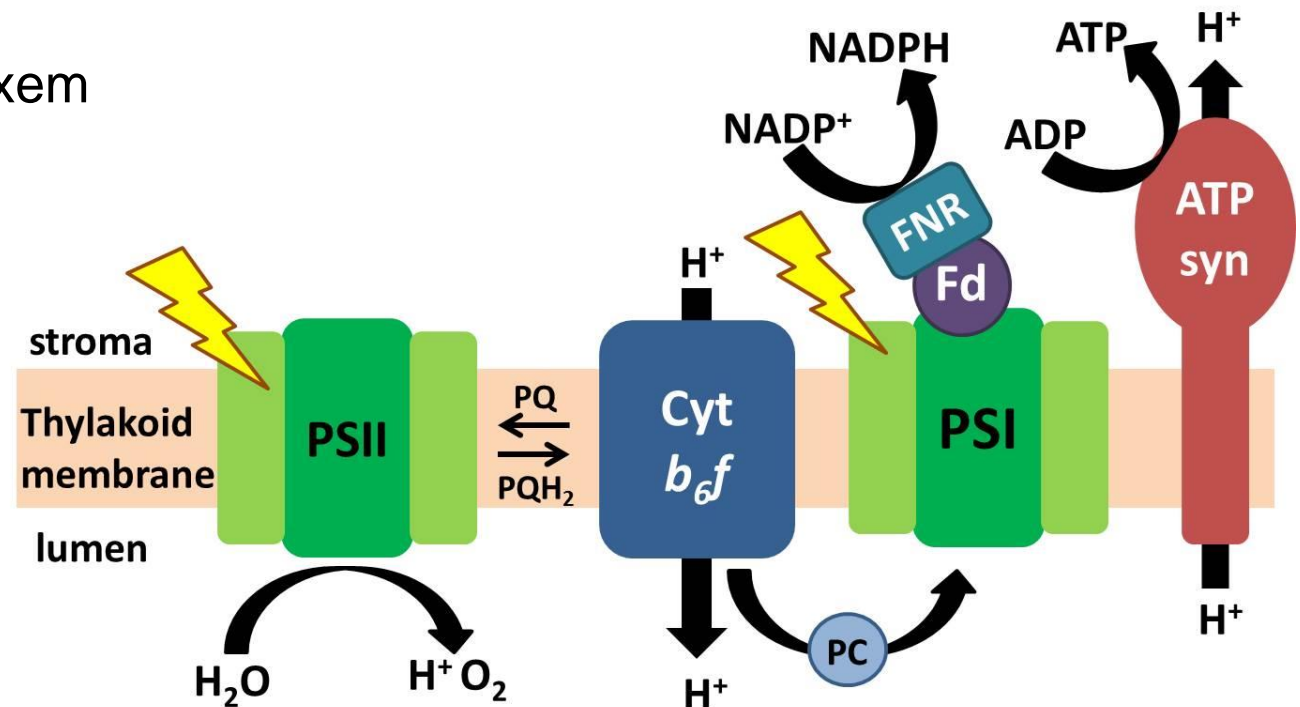
Na tylakoidní membráně se nachází 4 transmembránové komplexy, které jsou součástí světelné fáze fotosyntézy:

Fotosystém II (PSII – sice je na začátku fotosyntézy, ale byl objeven později než PSI).

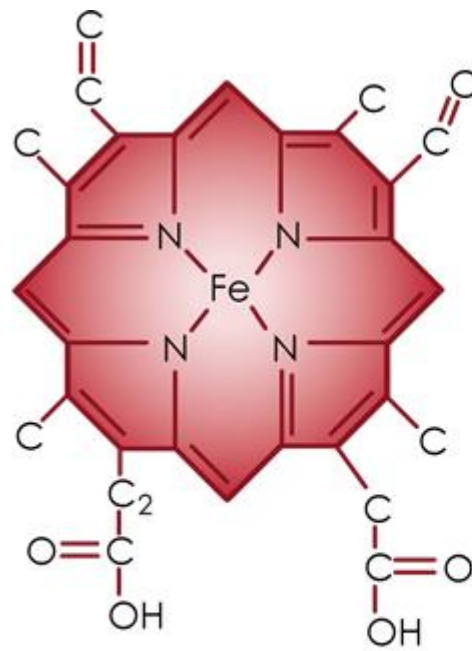
Cytochrom b6f komplexem

Fotosystém I (PSI)

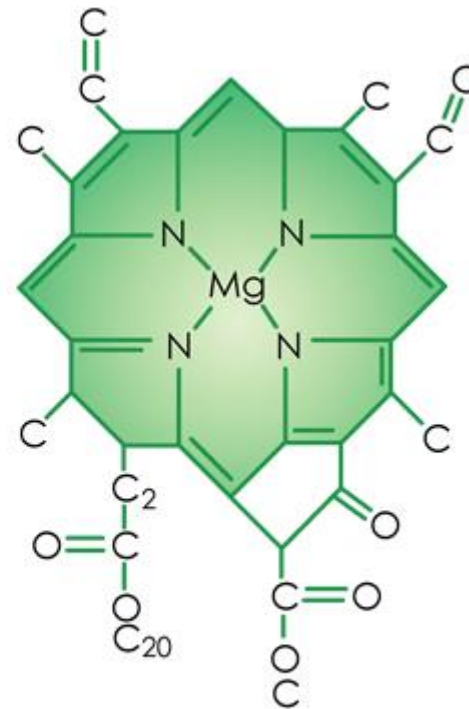
ATP syntáza



Světlo je ve fotosystému absorbováno pomocí pigmentu – **chlorofylu**.



Human Blood
Hemoglobin



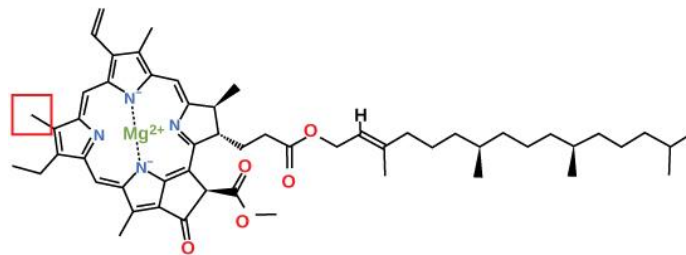
Plant Chlorophyll

Molekula chlorofylu je podobná hemu. Centrálním atomem je ale hořčík. Tetrapyrolové jádro zvané chlorin nabízí atomu Mg koordinační vazby. Ke chlorinu je navázán dlouhý řetězec alkoholu fytolu. Fytol slouží k ukotvení chlorofylu do hydrofobních domén proteinových komplexů.

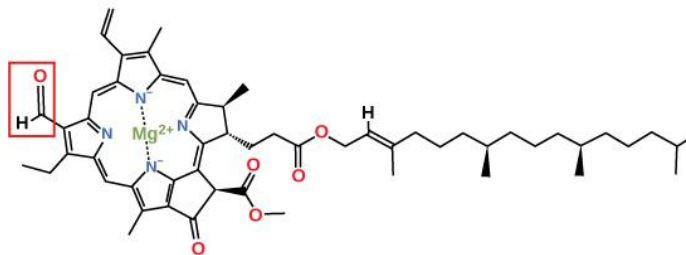
Chlorofyl a je jednou z molekul fotosyntézy. Absorbuje světlo ve vlnových délkách nejlépe okolo 430 nm (modrá) a 665 nm (oranžová). Naopak odráží světlo ve vlnové délce okolo 550 (zelená).

Chlorofyl b není přímou součástí PS komplexů, ale pomáhá absorbovat světlo i při jiných vlnových délkách (640 a 450nm - a rozšiřuje absorpční spektrum chlorofylu a).

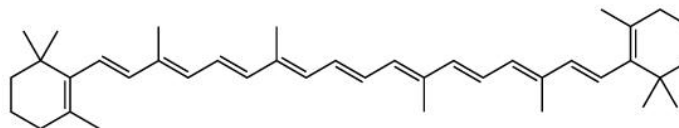
V přítmí je produkováno více chlorofylu b, protože je mnohem účinnější při nízké intenzitě světla.



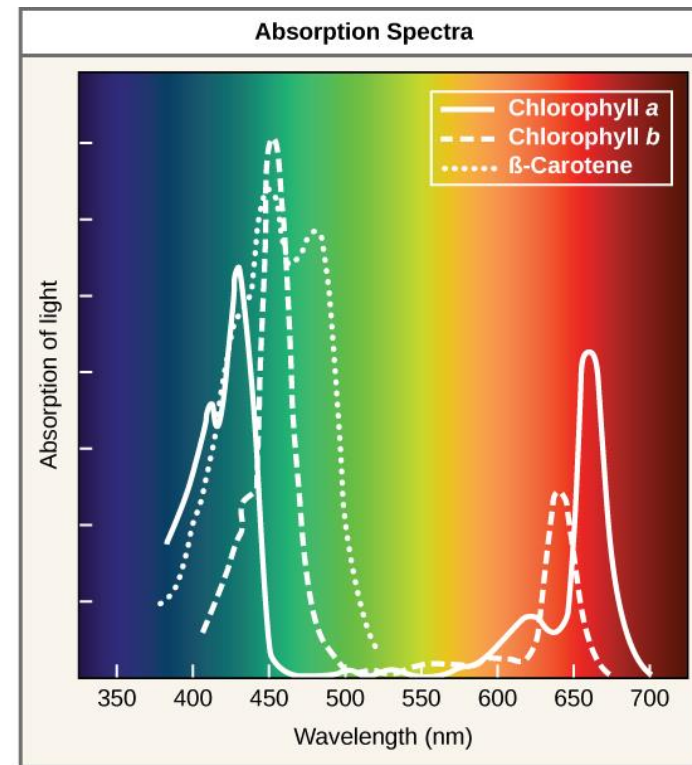
(a)



(b)



(c)



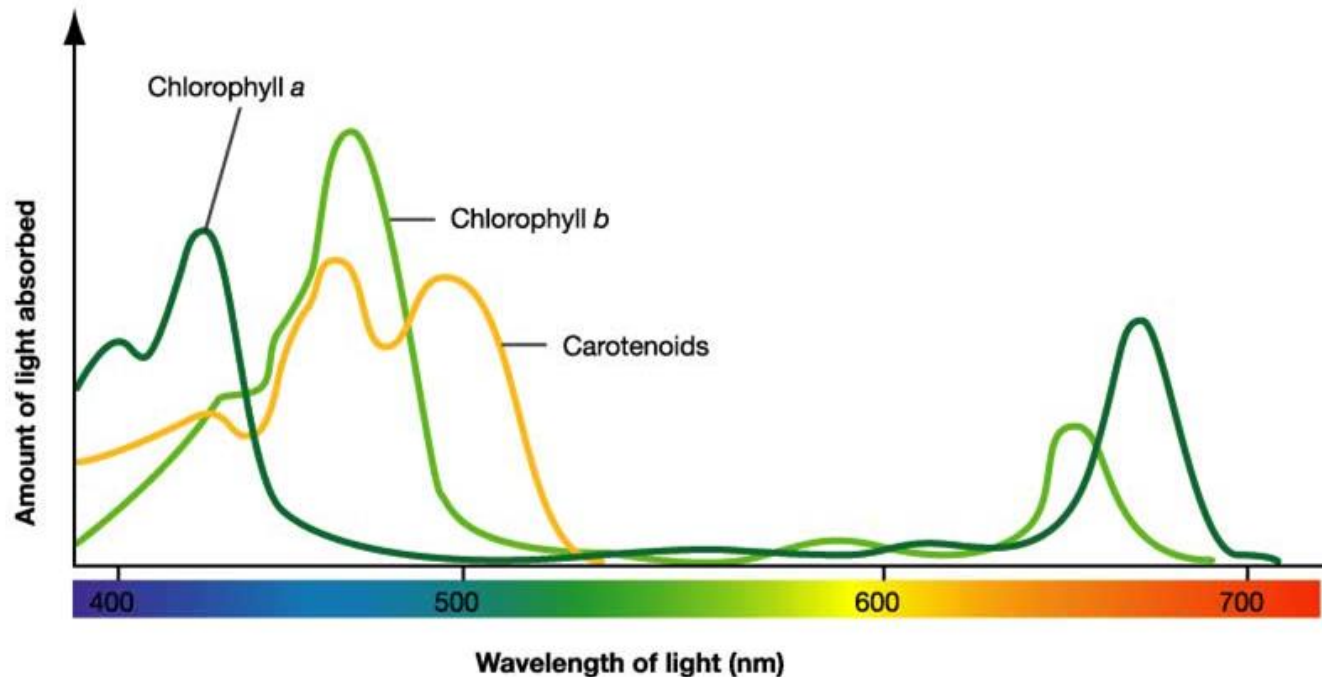
(d)

Chlorofyly nestačí k efektivní absorpci fotonů. Proto je k jejich zachycení zapotřebí dalších pigmentů, které vázané na proteiny vytváří tzv. **Světlosběrné komplexy (Light harvesting complex – LHC)**.

Xantofyl – pigment s absorpcí okolo 400-530 nm.

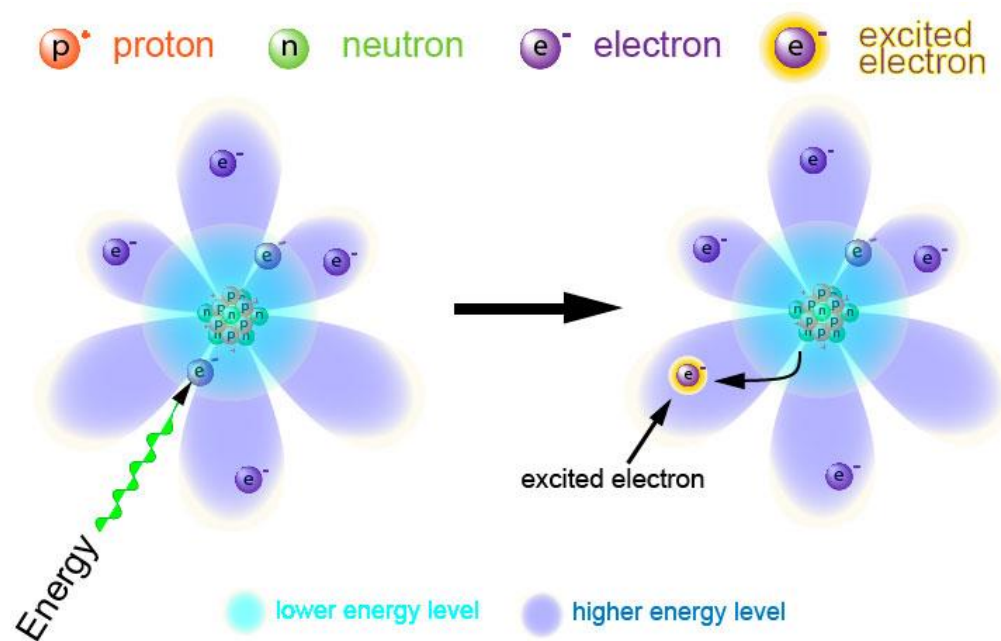
Feofytin – chlorofyl bez Mg^{2+} .

Karotenoidy – kromě absorpce a přenosu energie pomáhají rostlině zachycovat kyslíkové radikály, které mohou ve fotosyntéze vznikat (např. při vysoké intenzitě světla).



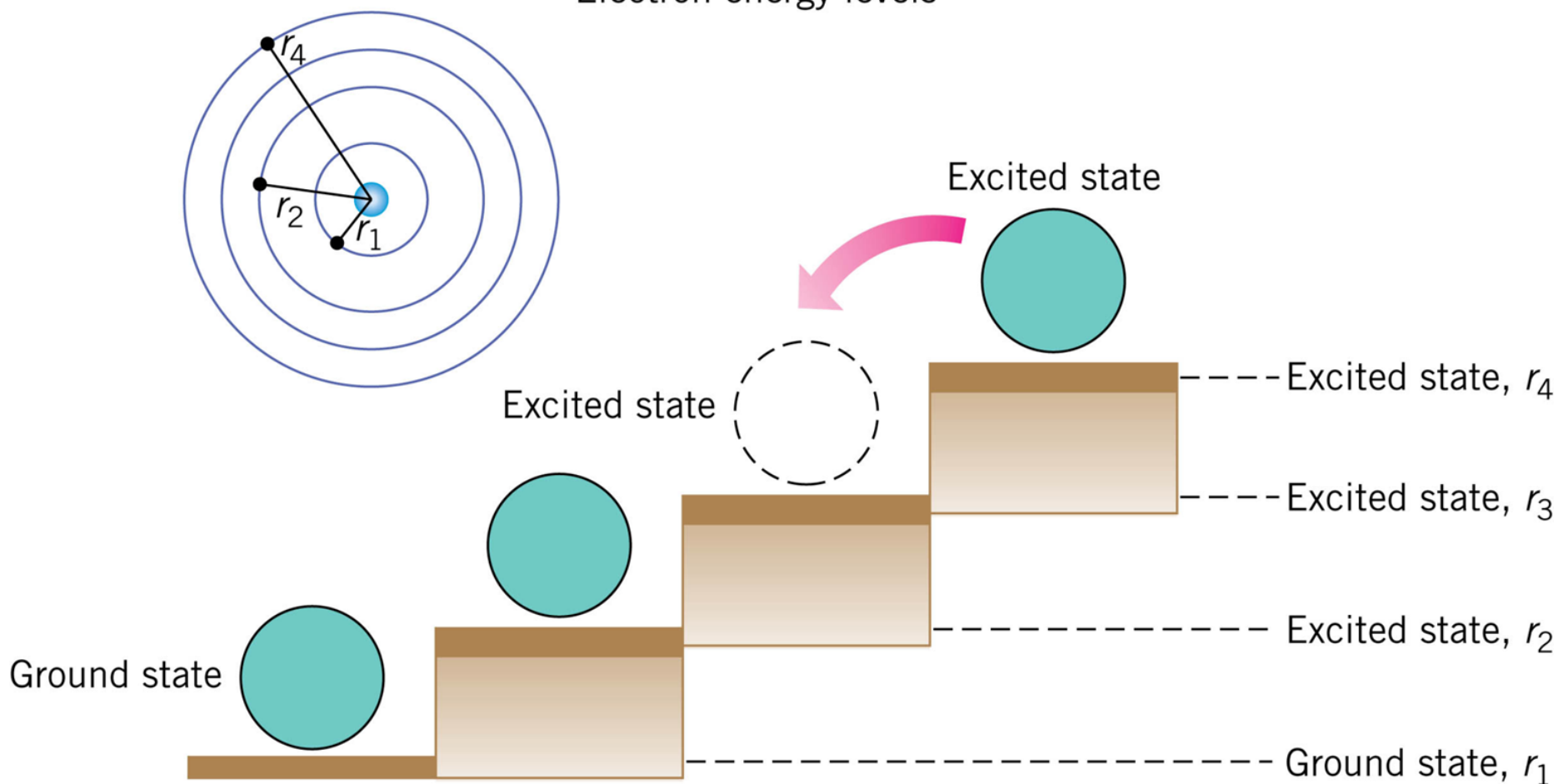
Absorpcí fotonu v **LHC** dochází k uvolnění energie, která je předána elektronu. Ten se přesouvá z normálního stavu do excitovaného stavu ve vyšší energetické hladině.

Excitovaný stav je nestabilní a elektron se snaží opětovně navrátit do normálního stavu. To může provést uvolněním energie ve formě tepla nebo světla (fluorescence). Pokud se v jeho okolí nachází jiná molekula, může být energie přesunuta elektromagnetickou interakcí na elektron v jiném atomu „**rezonanční přenos energie**“.



Během takového přenosu se malé kvantum energie vytrácí a energie elektronu s každým dalším přenosem slábne. Právě k tomu dochází v LHC a PS komplexech. V proteinech jsou kofaktory poskládány tak, aby přenos rezonanční energie byl co nejvíce efektivní.

Electron energy levels



Přenos excitační energie na okolní molekuly je možný díky vzájemnému překrývání molekulových orbitalů. Velká část fotosyntetických barviv (tzv. **anténní barviva**) slouží pouze k absorpci fotonů a přenosu excitační energie do reakčních center, rozhodujícím akceptorem (příjemcem) je chlorofyl a.

Účinnost energetického přenosu z různých doplňkových barviv na chlorofyl a se pohybuje v rozmezí 20–100 %:

z karotenů 70–80 %,

z fykoerythrinu a fykocyaninu 70–90 %,

z chlorofylu a až 100 %.

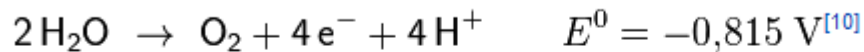
Energie se z reakčního centra dále nešíří, protože je zasazen do vhodného prostředí, které snižuje energii jeho prvního excitovaného stavu a excitace je polapena

Fotooxidace je zapříčiněna vypuzením slaběji vázaného elektronu z molekuly chlorofylu. Vzniká oxidovaná forma chlorofylu (Chl^+), která má povahu kationtového volného radikálu. Vysoká energie vyexcitovaného elektronu je využita v následných chemických reakcích.

Přenos elektronů

Reakce probíhají ve třech bílkovinných komplexech – fotosystému I, komplexu cytochromů b6/f a fotosystému II, které jsou propojeny pohyblivými elektronovými přenašeči. Tento přenos elektronů dostal název schéma Z, hlavní výchozí látkou je voda.

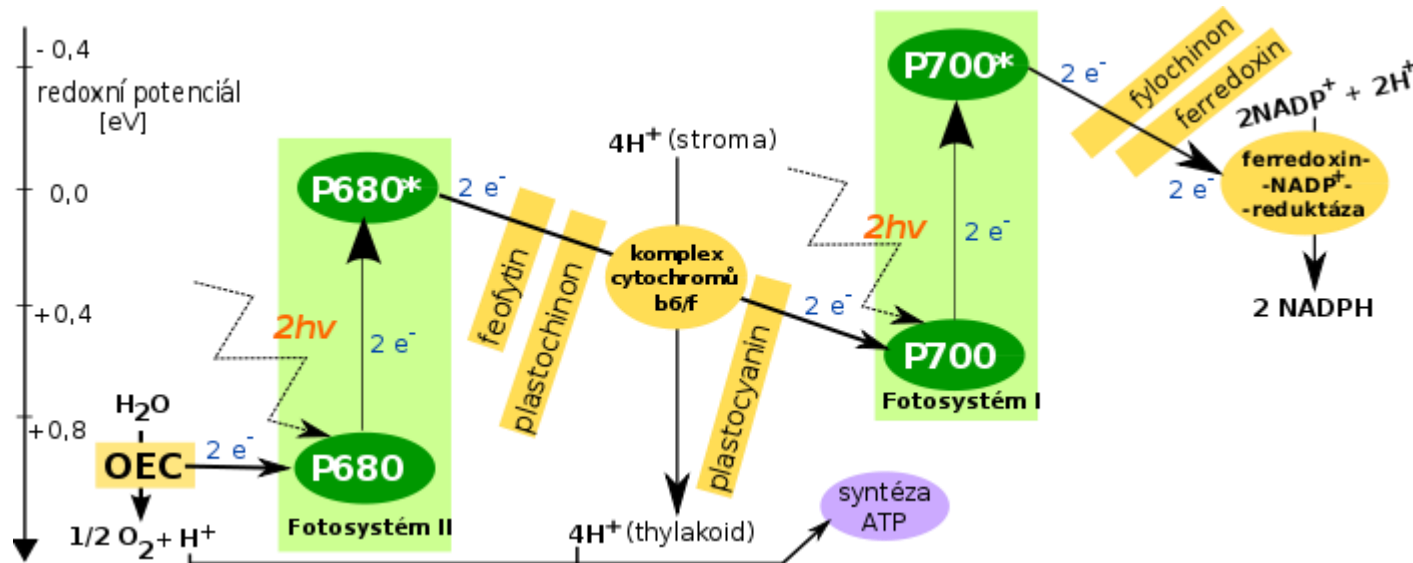
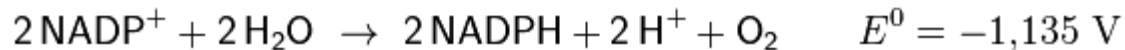
Voda je donorem elektronů a vodíkových kationtů:



Elektrony a vodíkové kationty se využijí k redukci:



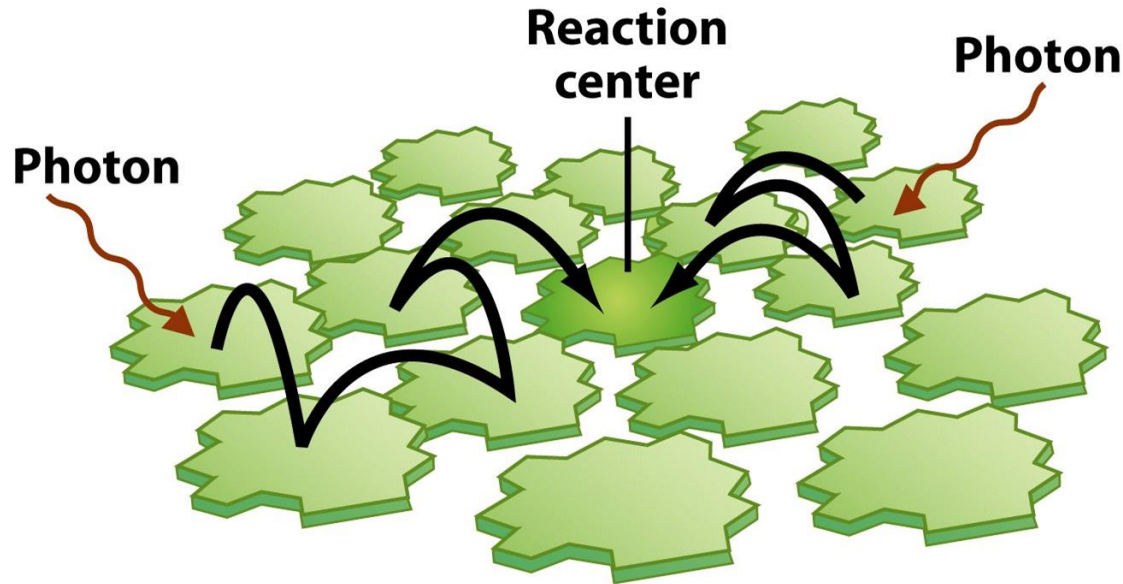
Souhrnná rovnice:



Energie světla je díky rezonančnímu přenosu dodána PS komplexům. PS komplexy obsahují vlastní páry chlorofylů s rozdílnou absorpční schopností.

PSII – absorpce s maximem okolo 680 nm (P680)

PSI – absorpce s maximem okolo 700 nm (P700)

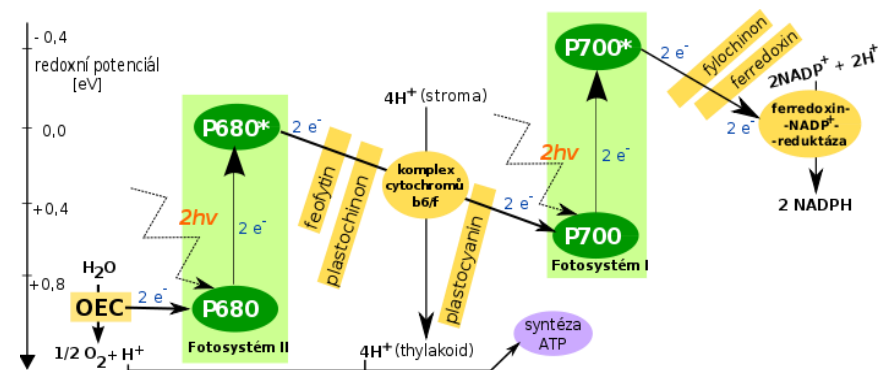
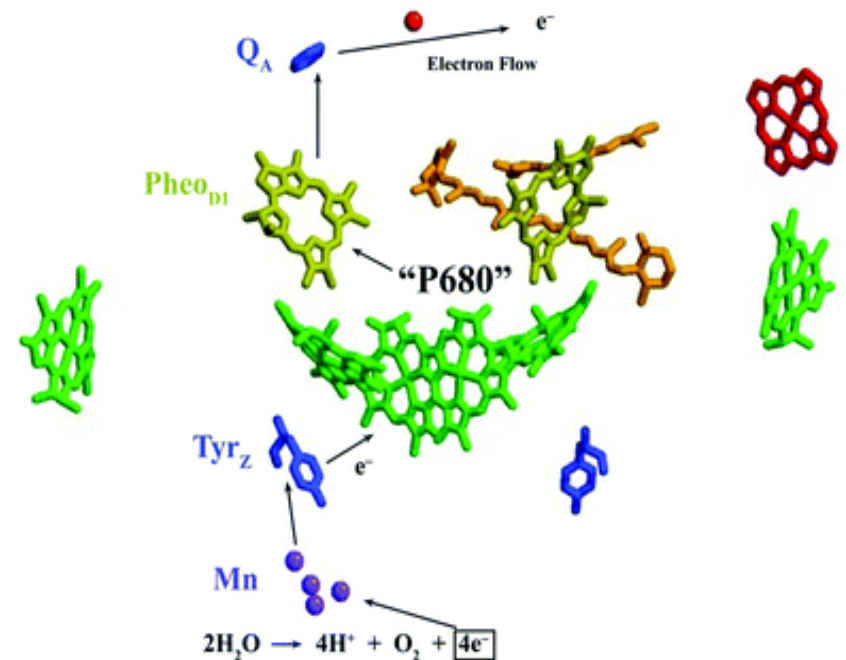


*Rezonanční přenos energie - je fyzikální jev popisující přenos energie mezi dvěma fluorofory. Při vhodně zvolených fluoroforech (**nutnost překryvu emisního spektra donoru a absorpčního spektra akceptoru**) může donor, který je v excitovaném stavu, přenést energii na akceptor pomocí nezářivé dipól – dipól interakce. Výsledkem je **excitovaná molekula akceptoru***

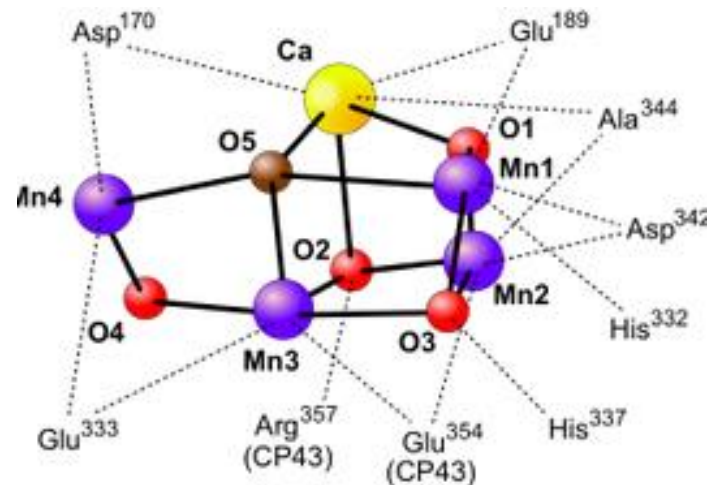
Excitovaný elektron v **PS** komplexu nemůže svoji energii přenést rezonančním transferem na jinou molekulu pigmentu. Za normálních podmínek by takový elektron vyzářil energii v jiné podobě, ale v PS komplexu má ve své blízkosti molekulu **akceptoru elektronu**. Energie je tak využita k přenosu elektronu přes systém redoxních center.

Během přenosu dochází ke vzniku **pozitivního náboje** (který je stabilizován dvojicí chlorofylů v aktivním centru PS systému). Naopak **akceptor elektronu po přijetí elektronu získá negativní náboj**.

V prvním komplexu (PSII) je tento pozitivní náboj využit k oxidaci molekuly vody a produkci kyslíku v **kyslík - vyvíjejícím komplexu (OEC - oxygen evolving complex)**.



OEC katalyzuje fotolýzu vody (ve které se vytváří molekula O_2 , $4H^+$) a přenáší uvolněné elektrony na **PSII**. Ty jsou pak ve fotosystému **PSII** excitovány a vytváří další pozitivní náboj na chlorofylu – a odebrání dalšího elektronu. Mechanismus jakým je voda štěpena není přesně znám ????

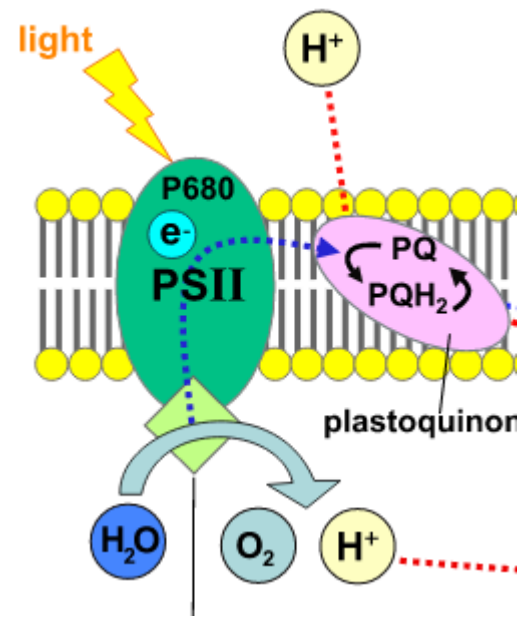
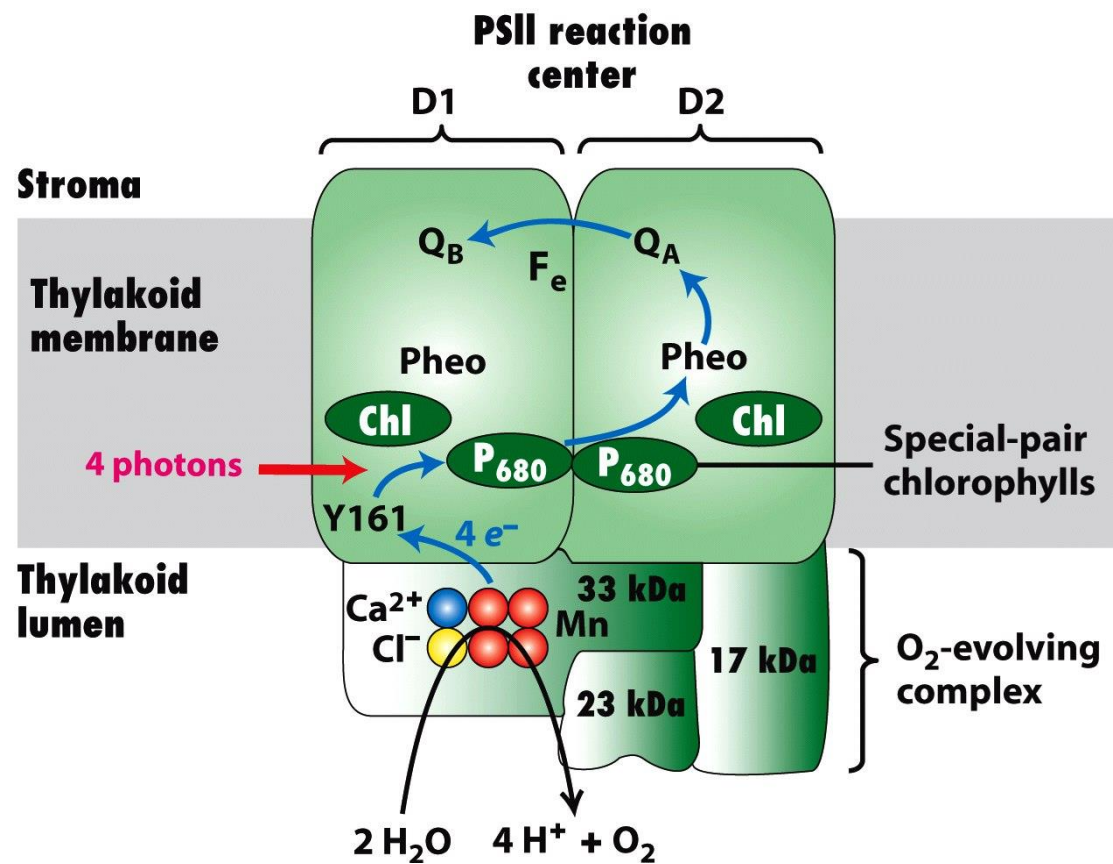


Sloučenina OEC oxiduje ionty OH^- za vzniku peroxidu vodíku, který se rozkládá na vodu a kyslík. Komplex obsahuje vázaný mangan a každý vývoj kyslíku probíhá v 5 stavech, které se značí S_0 až S_4 . Kroky S_0 až S_4 jsou oxidačně-redukční pochody poháněné energií fotonů, při přechodu ze stavu S_4 na S_0 se uvolní molekula kyslíku. Komplex přitom mění svoji vnitřní strukturu, pro stavy S_0 až S_2 je složení Mn_4O_4 , pro stavy S_3 a S_4 Mn_4O_6 . Při uvolnění molekuly O_2 se komplex Mn_4O_6 přemění na Mn_4O_4 . Ve tmě jsou reakční centra převážně ve stavu S_1 .

Samotný **PSII** je dimer a obsahuje až 99 kofaktorů – chlorofyl a, b-karoten, feofytin, hemy atd.

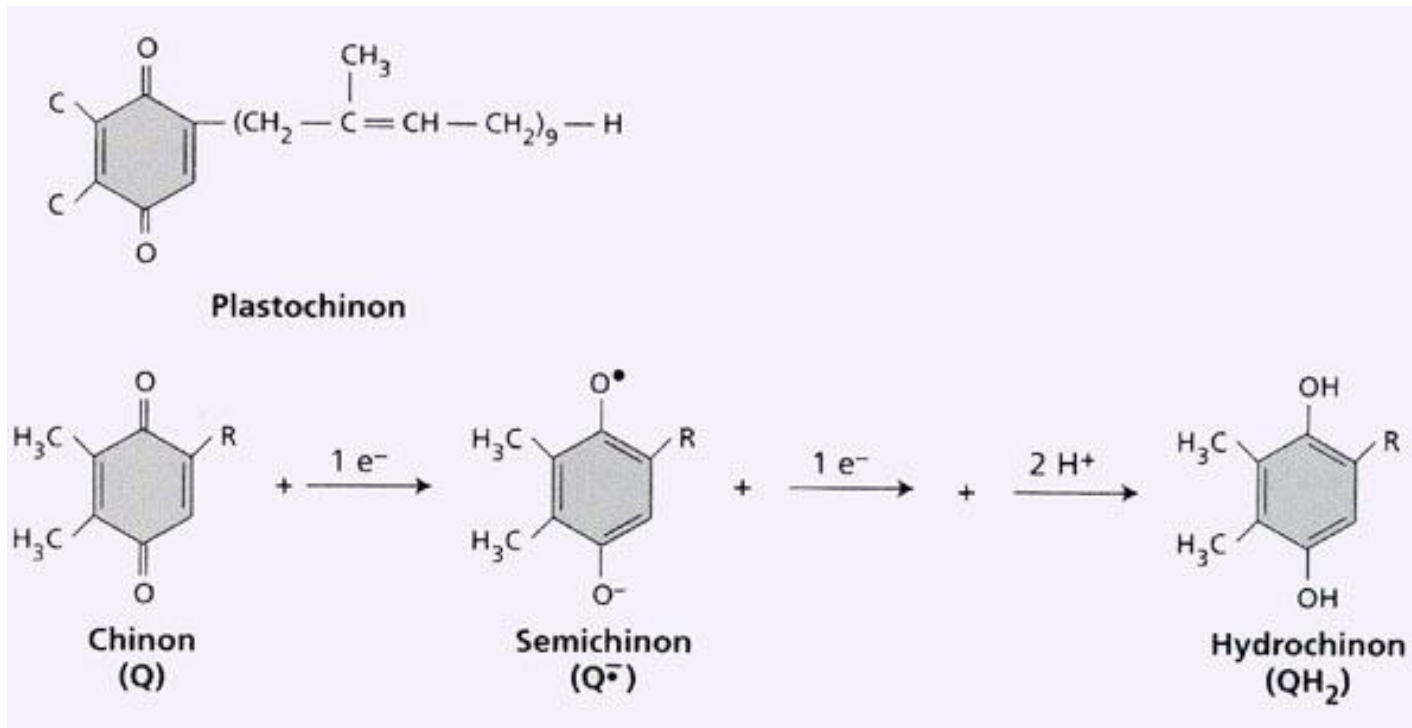
Excitace elektronu na chlorofylu dochází buď absorpcí světla chlorofylem nebo rezonančním přenosem z **LHC**. Elektron je pak přenesen na feofytin a pak na plastochinon, nacházející se v tylakoidní membráně.

Plastochinon je redukován na **plasto(hydro)chinol** a uvolněn do membrány.



Plastochinon

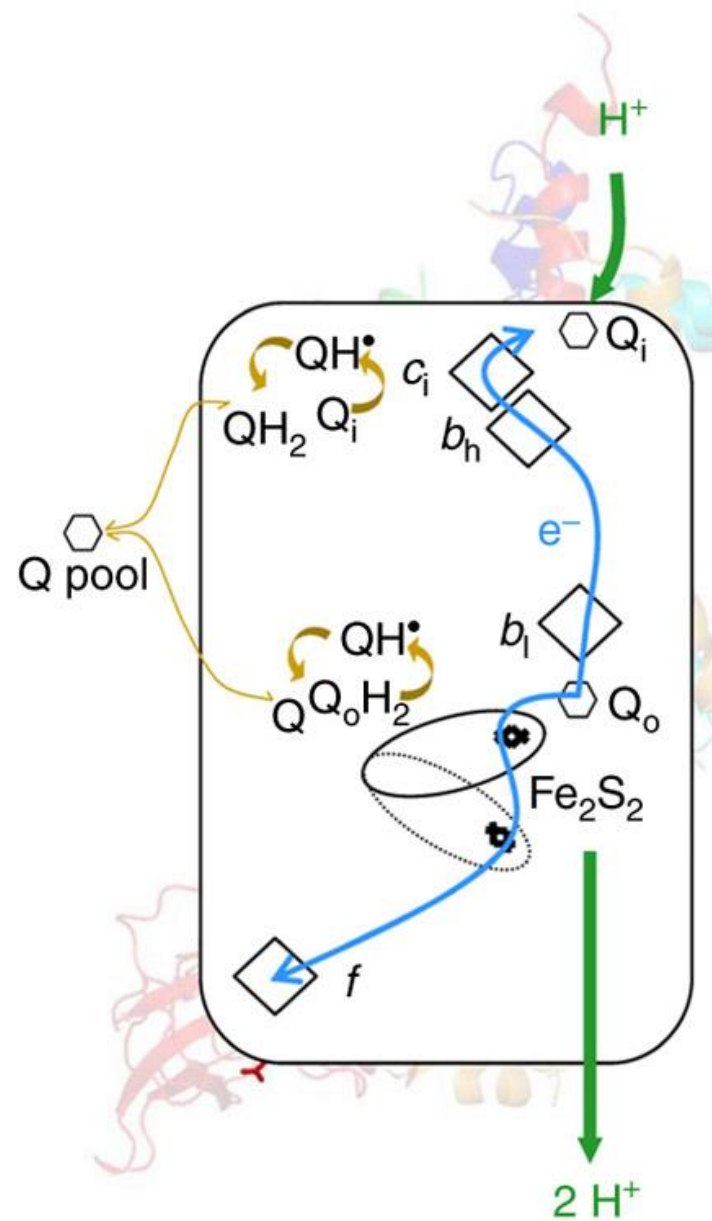
Molekula podobná Ubichinonu z respiračního řetězce. Přijímá 2 elektrony a 2 H⁺ (ze stroma chloroplastu) a redukuje se na plastochinol.



Následně se přenáší na **cytochrom b6f**, kde dochází k jeho oxidaci na plastochinon za uvolnění 2 H⁺ do lumen tylakoidů.

Cytochrom b6f komplex katalyzuje reakci podobnou KIII v mitochondriích. Ve fotosyntéze slouží k transportu elektronů mezi **PSII** a **PSI**. Navíc funguje jako protonová pumpa a pomáhá přenášet protony do lumen tylakoidů.

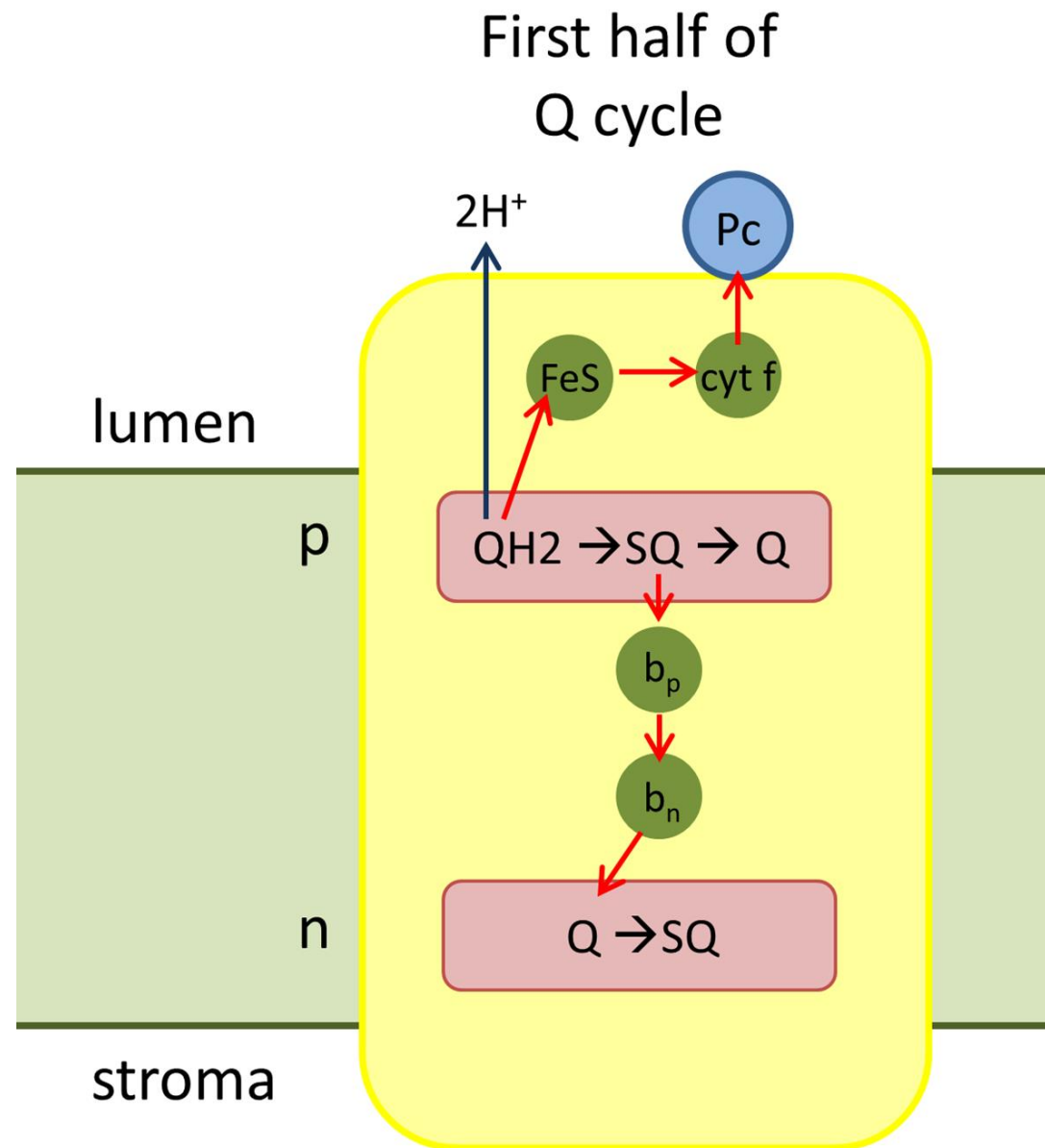
Cytochrom b6f je dimer – každý z monomerů obsahuje cytochrom b6, cytochrom f, Reiskeho proteiny s 2Fe-2S klustery.



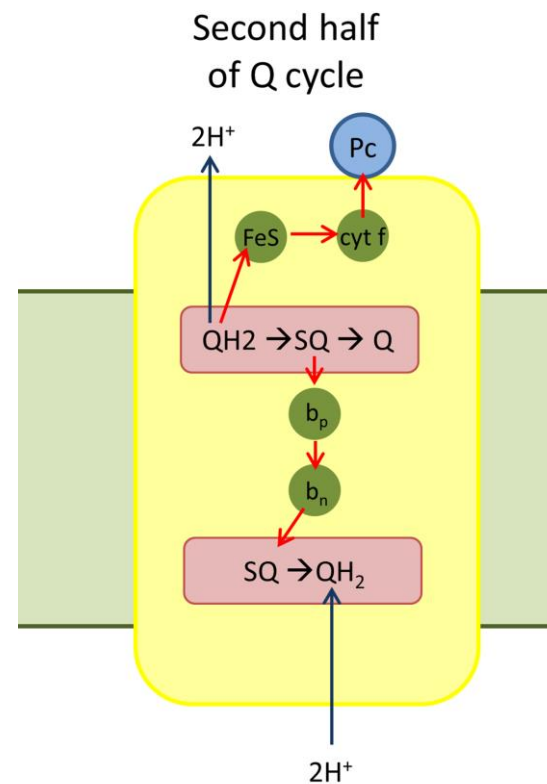
Přenos elektronů je velmi podobný respiračnímu řetězci. **Plastochinol** se váže do **p místa** v blízkosti lumen chloroplastu. Je oxidován na semichinon pomocí **Fe-S** center. Dochází k uvolnění (dvou) H^+ do lumen. Elektron je přenesen na **cytochrom f** a dále na **plastocyanin**.

Druhý elektron ze **semichinonu** je předán přes **cytochrom b6** na prostetickou skupinu **hemu bp**. V **p místě** dochází k plné oxidaci semichinonu na plastochinon.

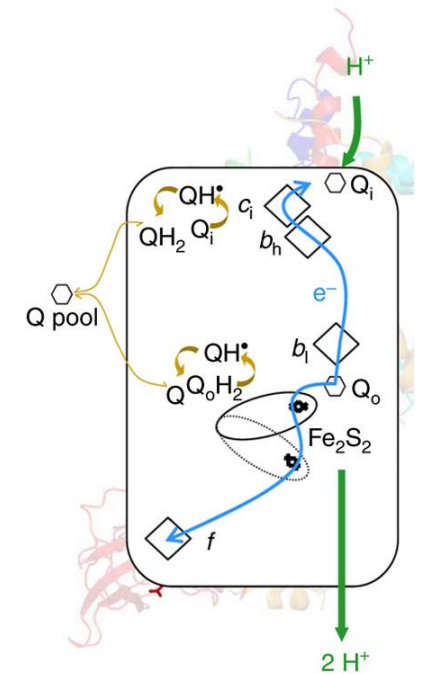
Hem bp se nachází v **n místě** – zde se naváže **druhá molekula ubichinonu**. Z **hemu bp** získá elektron a redukuje se na semichinon.



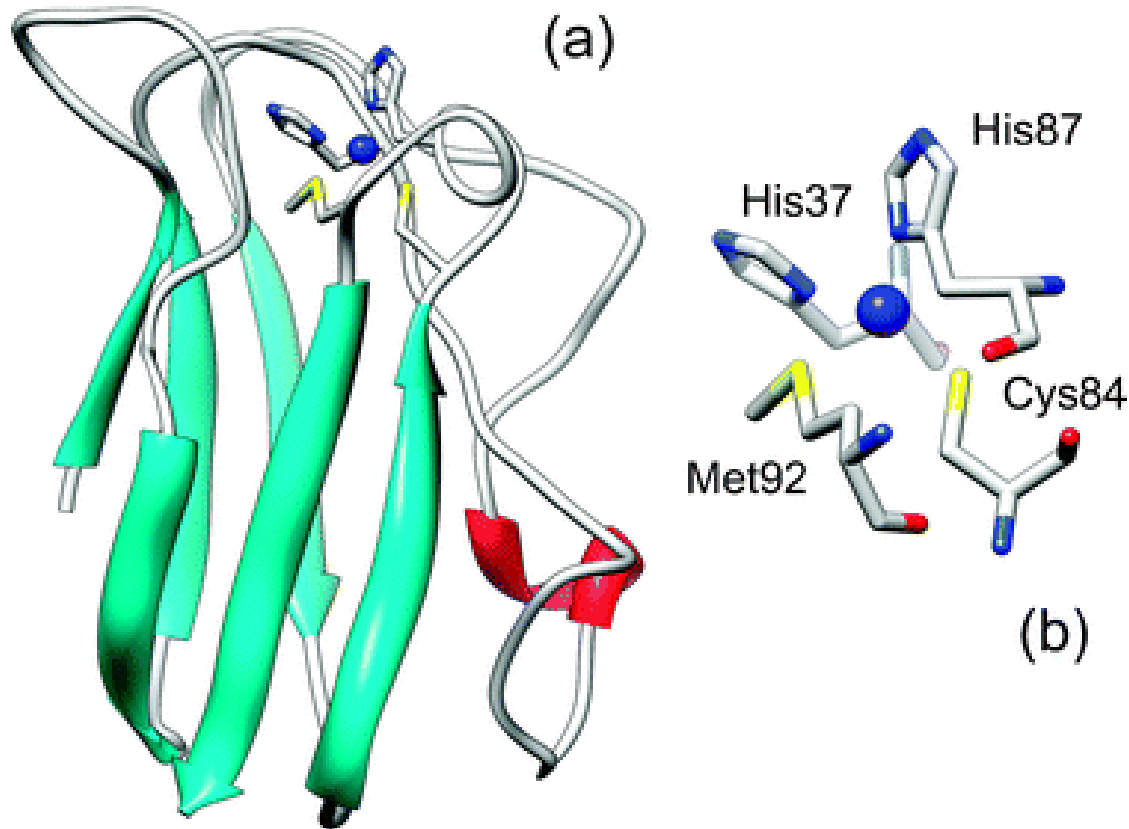
V druhé části cyklu se naváže druhá molekuly **plastochinonu** do **p místa**. Jeden elektron redukuje druhou molekulu **plastocyaninu**, druhý prochází do **n místa**, kde plně redukuje **semichinon na plastochinol** za pomoci protonů, které jsou do reakčního místa přivedeny ze stroma.



Cytochrom b6f má ještě jednu katalytickou funkci. Katalyzuje oxidaci **ferredoxinu** (ten vzniká později jako finální elektronový akceptor **PSI** komplexu) a elektron předává do **n místa**, kde je využit pro redukci plastochinonu.



Plastocyanin je malý protein obsahující v aktivním místě atom Cu^{2+} . Je rozpustný ve vodě a slouží jako přenašeč elektronů z cytochromu **b6f** na **PSI** systém.



Na **cytochrom b6f** je Cu^{2+} v plastocyaniu redukována na Cu^+ . Poté se protein z komplexu uvolní do lumen a následně se dostává do aktivního místa **PSI** komplexu. Zde předává elektron PSI a Cu^+ je opětovně redukována na Cu^{2+} .

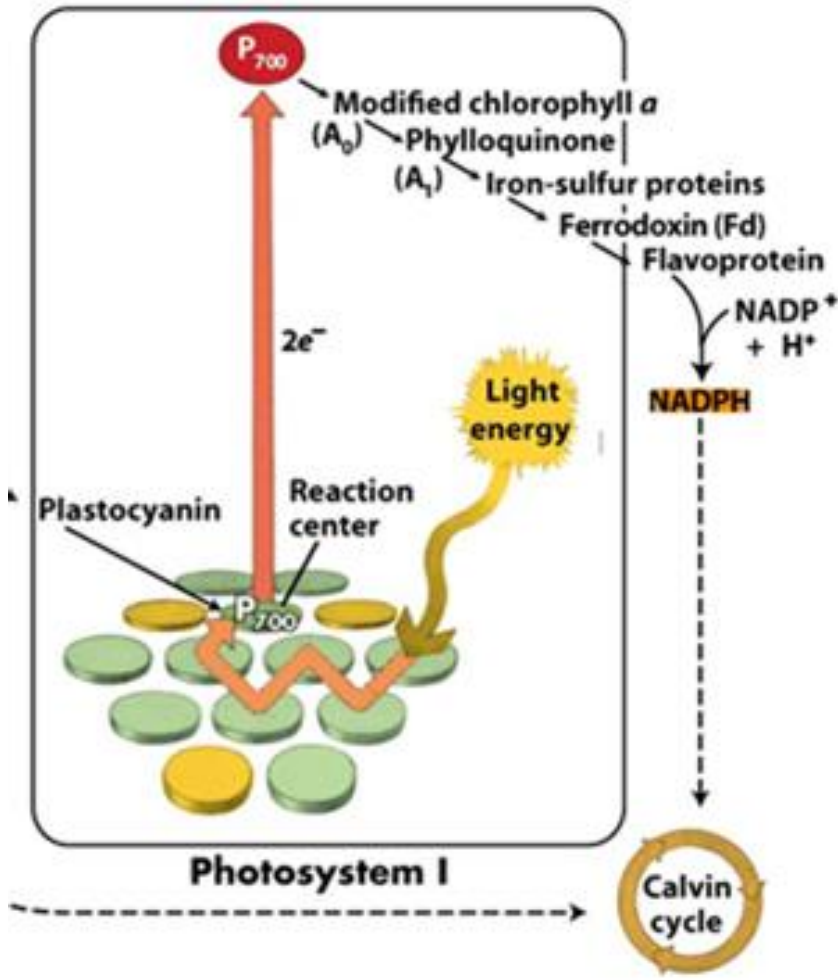
PSI využívá energie světla k tomu, aby zprostředkovala přenos elektronu z **plastoquinonu** na **ferredoxin**. Celkový komplex obsahuje až 110 kofaktorů – např. Chlorofylový dimer P700, chlorofyl a, fylochinony nebo 4Fe-4S klustery.

Elektron je z plastoquinonu předán na **P700**, kde je pomocí světelné energie nebo energie získané ze světlosběrných komplexů excitován.

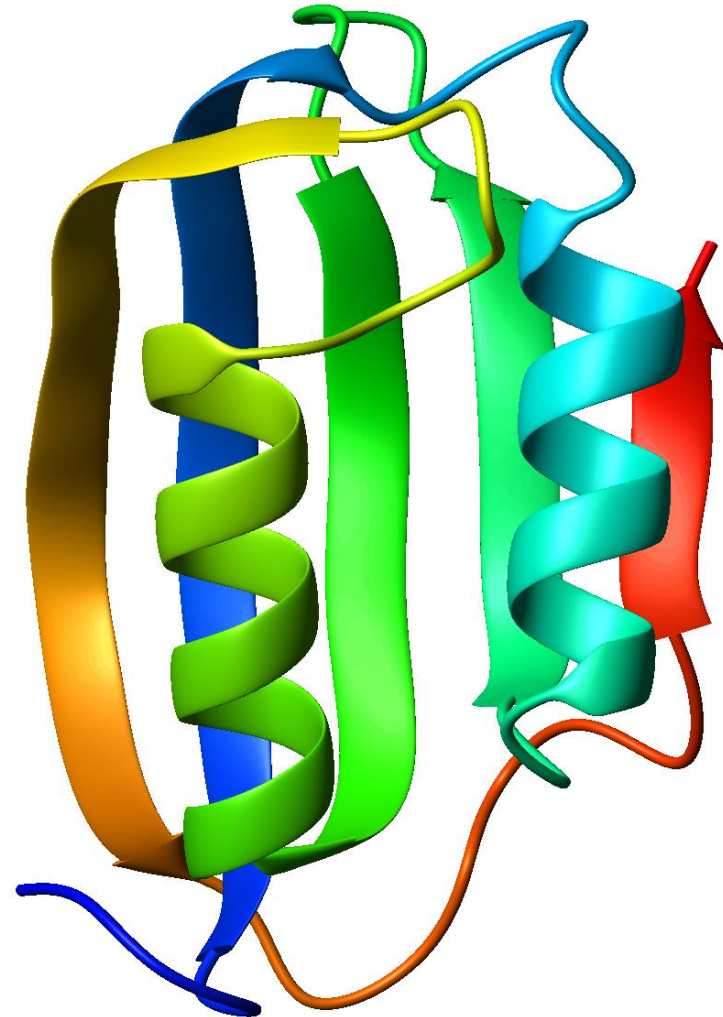
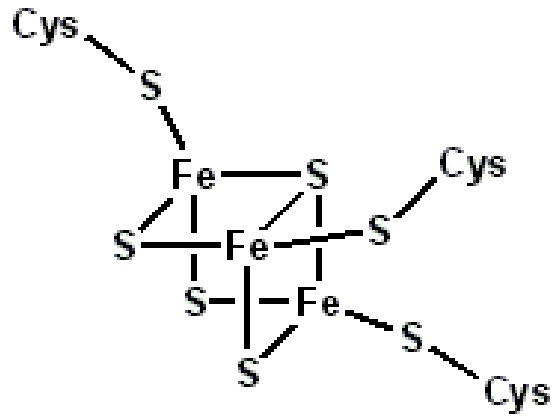
Excitovaný elektron je následně předán dalším kofaktorům – přechází na chlorofyl A0, fylochinon A1 a Fe-S klustery. Posledním akceptorem je ferredoxin. **Ferredoxin** pak přenáší elektron –

v **necyklické fotofosforylaci** – na **Enzym redukující NADP+ na NADPH**

v **cyklické fosforylaci** – na **cytochrom b6f**.



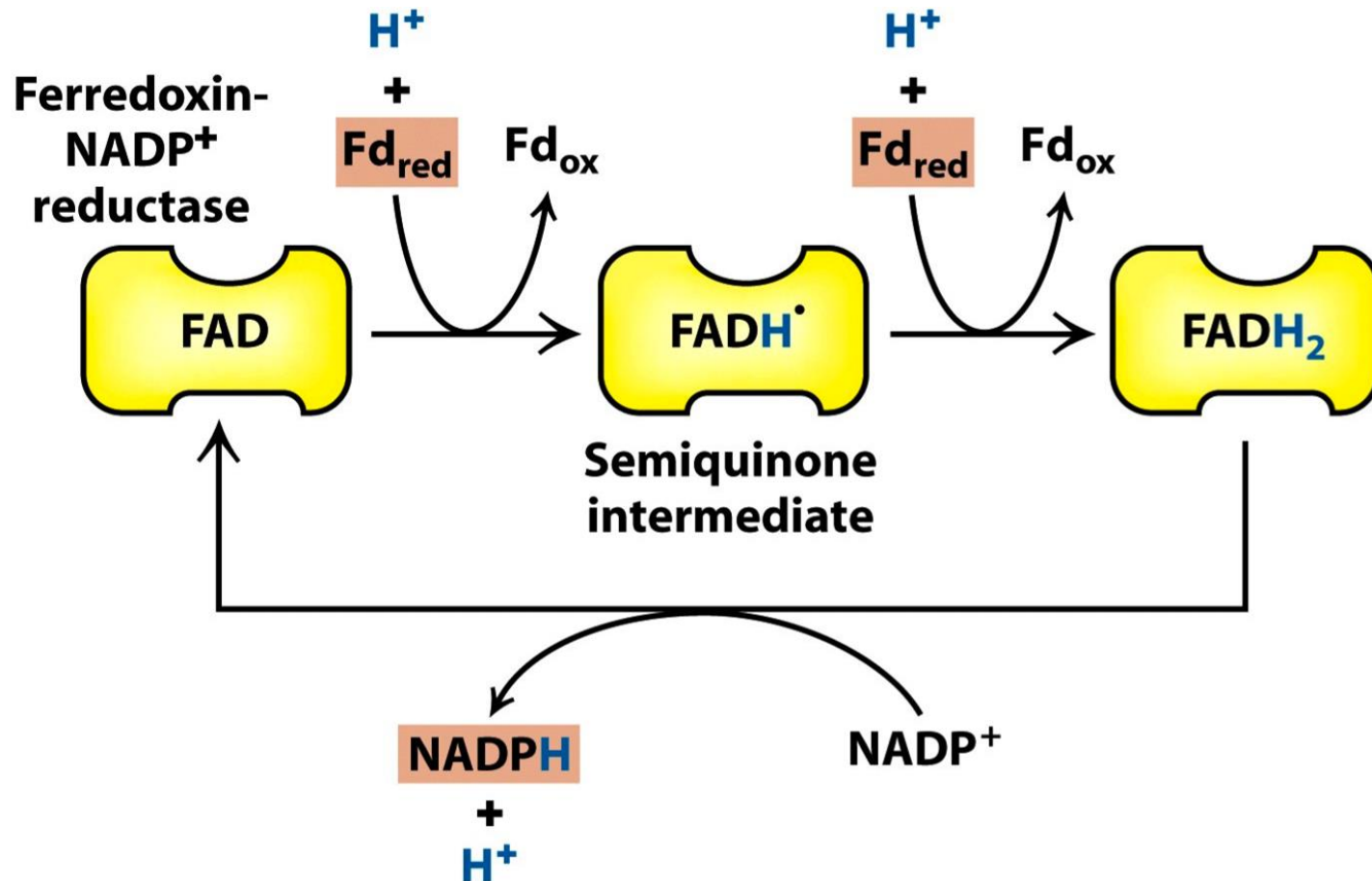
Ferredoxin je protein s mnoha funkcemi. Obsahuje 2Fe-2S kluster. Kromě fotosyntézy se účastní transferu elektronů u syntézy AMK nebo redukci nitrátů na nitrit (nitratreduktáza).



Ferredoxin – NADP⁺ reduktáza

Je rozpustný enzym, který se nachází ve stroma chloroplastu. Enzym katalyzuje redukci NADP⁺ na NADPH za účasti dvou molekul ferredoxinů a protonu. Kofaktorem přenosu je FAD.

FAD může existovat v semichinonové formě a umí přebírat elektrony postupně. Po převzetí 2 elektronů teprve dochází k redukci NADP⁺.



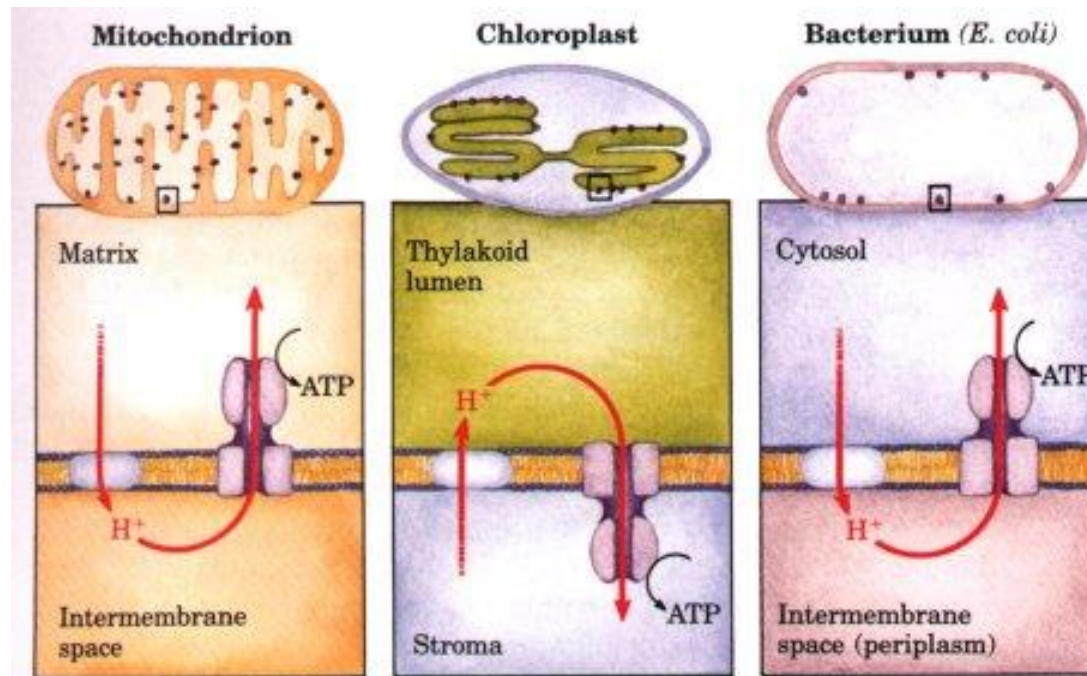
NADPH je následně využita v **temné fázi fotosyntézy**.

Enzym **Ferredoxin – NADP+ reductáza** je aktivní v přítomnosti světla, kdy se nachází ve stroma jako rozpustný monomer. Ve tmě je aktivita inhibována, vytváří dimery vázané na tylakoidní membránu. Dimery chrání proteiny před degradací v době, kde neprobíhá fotosyntéza.

Aktivita enzymu je závislá na hladině protonů ve stromatu. Během působení světelné energie jsou protony přečerpávány ze stroma do lumen a tekutina stroma je zásaditější. Naopak v nepřítomnosti světla se fotosyntéza zastaví a koncentrace protonů ve stroma stoupá. Právě pH ovlivňuje chování Ferredoxin – NADP+ reductázy.



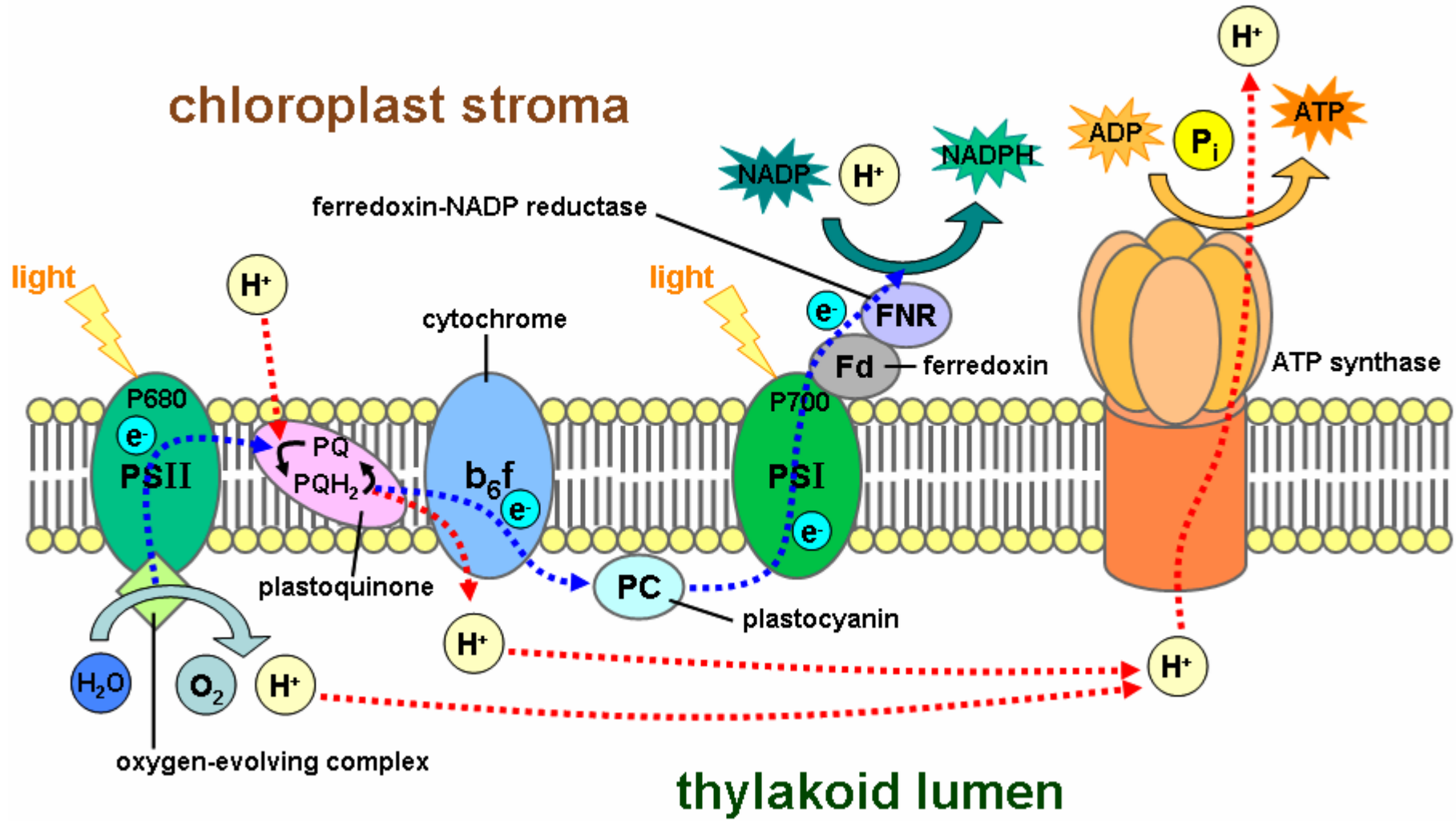
Podobně jako v mitochondriích je rozdíl v koncentraci H^+ na obou stranách membrány využíván pro syntézu ATP. Ta probíhá v **ATP syntáze**.



V průběhu fotosyntézy se v lumen protony akumulují díky fotolýze vody a oxidaci plastochinonu. Ve stroma je H^+ odčerpáván redukcí NADPH a plastochinonu.

Pokud elektron projde systémem pouze jednou – je proces nazýván **necyklická fotofosforylace**. Elektron z vody je využit pro redukci $NADP^+$.

chloroplast stroma



Temná fáze fotosyntézy

Hlavním úkolem temné fáze fotosyntézy je konverze CO_2 na organické sloučeniny. Reakce probíhá ve stromatu chloroplastu. Reakce vyžadují molekuly ATP a NADPH, které jsou generovány světelnou fází.

Calvinův cyklus popisuje sled reakcí temné fáze fotosyntézy u většiny rostlin. Přestože je druhá fáze fotosyntézy známá jako temná, Calvinův cyklus pro svůj chod světlo vyžaduje. Během nepřítomnosti světla rostliny využívají jiný zdroj energie – škrob.

Reakci Calvinova cyklu lze vyjádřit takto:

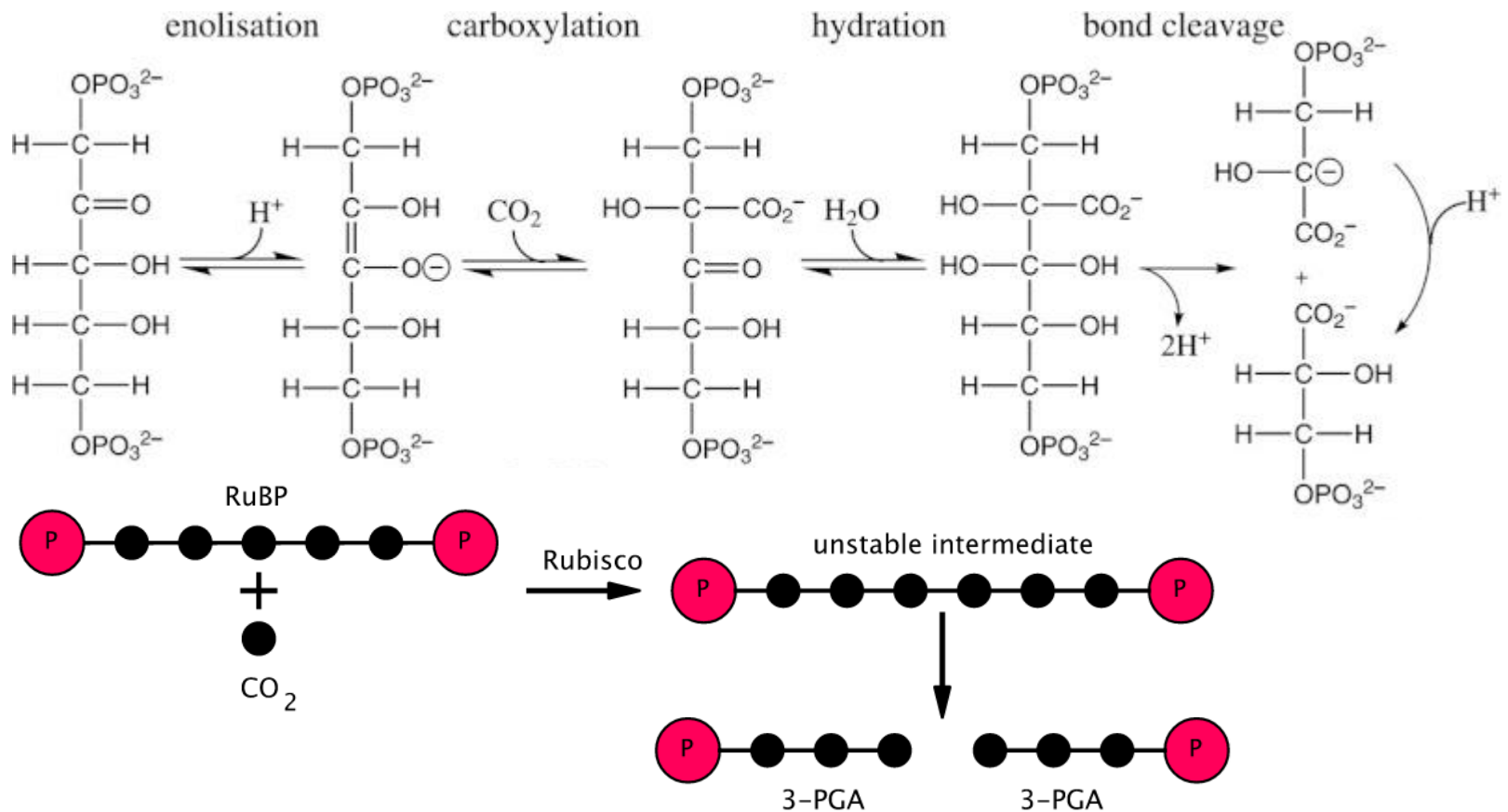


Glukóza v Calvinově cyklu nevzniká. V rovnici fotosyntézy se glukóza často vyskytuje jako produkt, tato rovnice reflektuje fakt, že mnoho kroků Calvinova cyklu je společných s glukoneogenezí nebo s pentózovým cyklem (ale enzymy jsou umístěny v chloroplastu). Produktem Calvinova cyklu je 3C – **glyceraldehyd-3-P (G3P)**

V prvním kroku Calvinova cyklu dochází k vazbě CO_2 na 5C cukr – **ribulóza-1,5-bisfosfát (RuBP)**. Pro reakci je potřeba dvou molekul ATP a NADPH. První reakci katalyzuje pro Calvinův cyklus specifický enzym:

Ribulóza – 1,5 – bisfosfát karboxyláza/oxygenáza (RuBisCO).

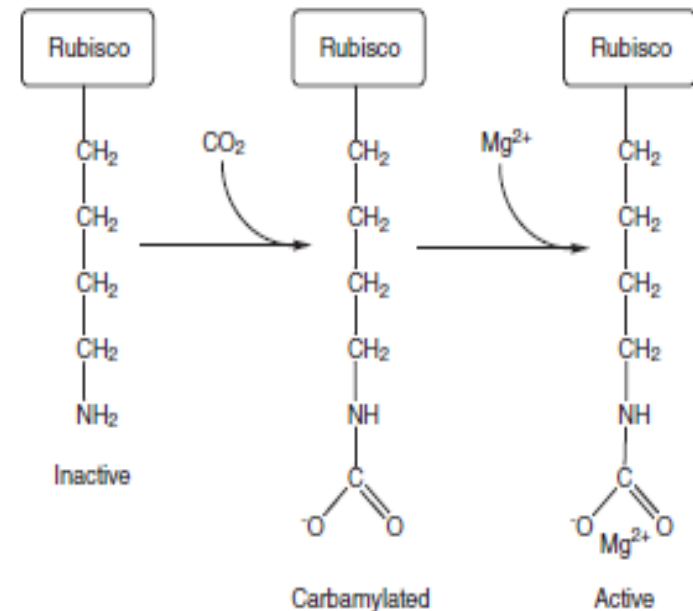
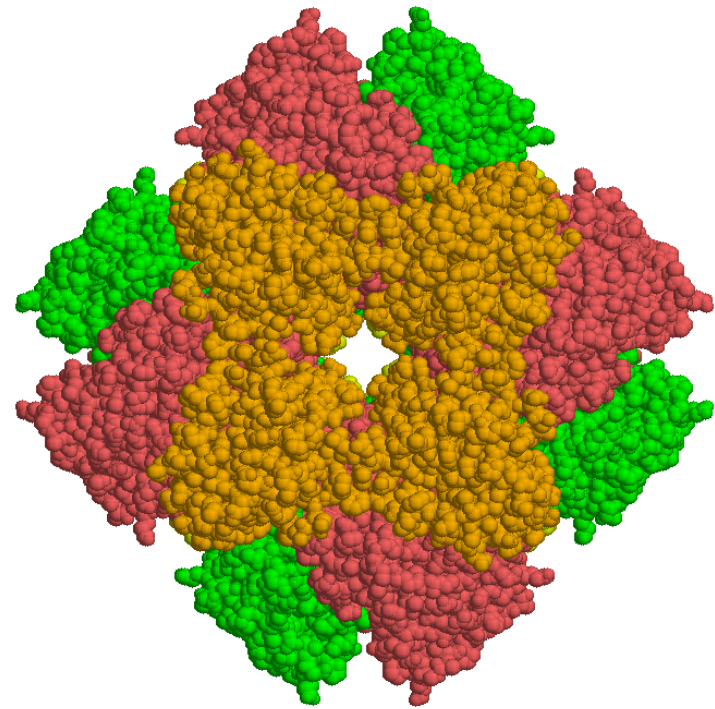
V prvním kroku katalýzy se vytváří enediolový meziprodukt, který je snadněji přístupnější pro aktivovanou molekulu CO_2 . Karboxylací vzniká nestabilní meziprodukt, který se okamžitě rozpadá na 2 molekuly 3C podjednotky – **3-fosfoglacerátu (3PG)**.



RuBisCO je nejběžnější enzym v přírodě (tvoří až 50% rozpustných proteinů v listu).

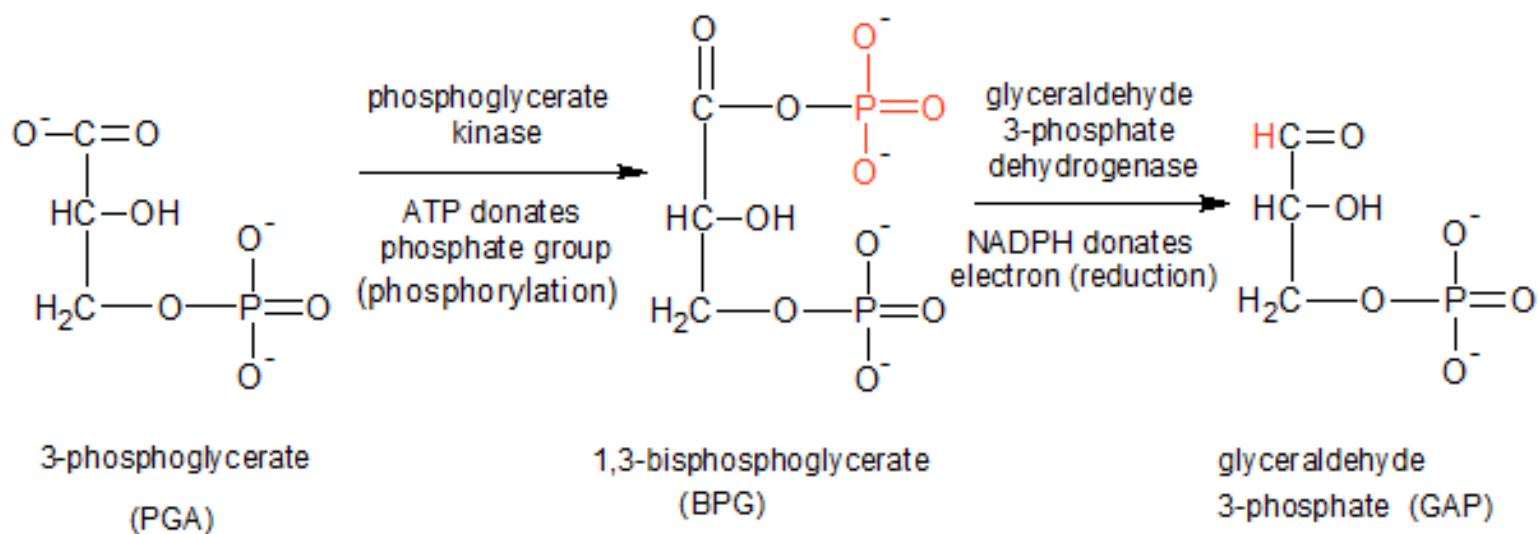
Skládá se ze dvou typů podjednotek – velké (L) a malé (S). Velké podjednotky vytváří dimery – jejich substrát **RuBP** je navázána oběma proteiny. Komplex má 4 L dimery a 8S podjednotek.

Důležitým kofaktorem enzymu je Mg^{2+} . Umožňuje aktivaci molekuly CO_2 a tvorbu karbamátu. Karbamát je velmi **nestabilní** v kyselém prostředí – ale v průběhu fotosyntézy je stroma chloroplastu zásaditější. Nízká hladina pH ve stroma a zvýšená hladina Mg^{2+} jsou jedním z regulačních mechanismů enzymu a jsou napojeny na světelnou fázi fotosyntézy.



Následná fáze Calvinova cyklu je velmi podobná glukoneogenezi. **3PG** je pomocí ATP fosforylován na **1,3-bisfosfoglycerát** v přítomnosti **Fosfoglycerát kinázy**.

1,3-bisfosfoglycerát je pak **Glycerátfosfát dehydrogenázou** redukován NADPH na **glyceraldehyd-3-fosfát (GA3P)**. Asimilace jedné molekuly CO_2 je tedy doprovázena spotřebou 2 molekul ATP a NADPH.



V poslední fázi cyklu dochází k regeneraci ribulóza – 1,5 – bisfosfátu.

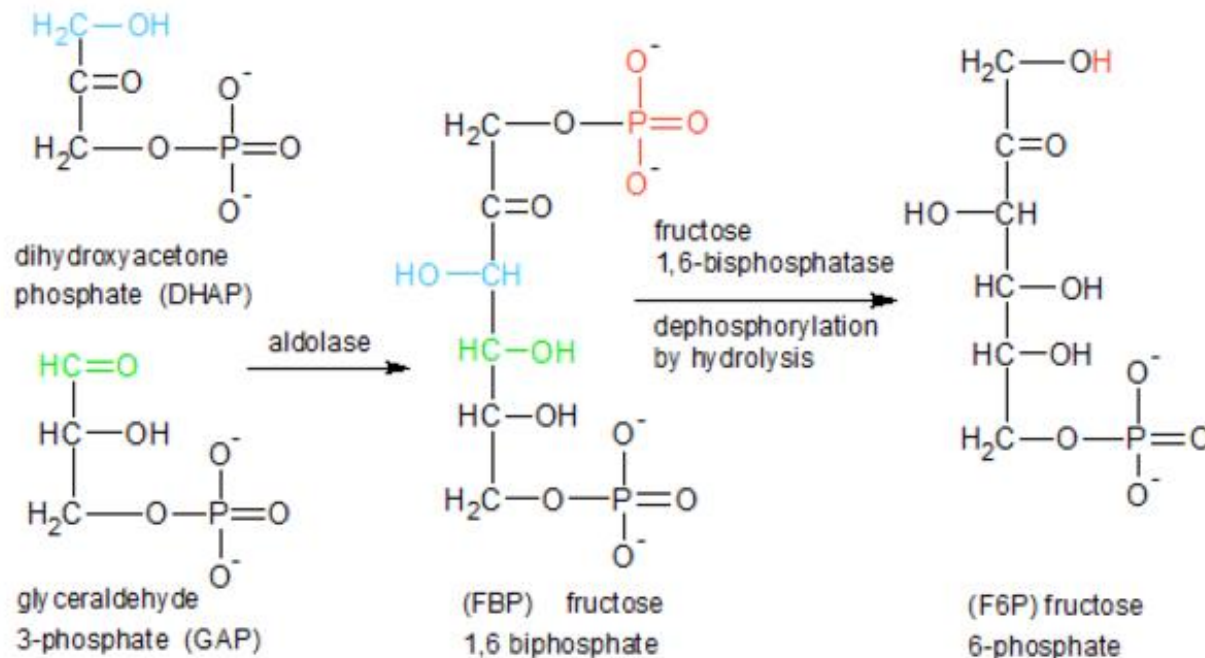
5 molekul 3C **GA3P** je potřeba pro syntézu tří molekul **RuBP** ribulóza-1,5-bisfosfát. Tzn. že ze 3 CO_2 molekul vzniká 6 **GA3P** – pouze 5 je potřeba na regeneraci **RuBP** a jeden **GA3P** v systému zbývá.

V reakci jsou spotřebovány další 3 molekuly ATP.

Následné reakce spojují reakce známé z **glukoneogeneze, pentózového cyklu a 2 reakce, které jsou pro Calvinův cyklus specifické.**

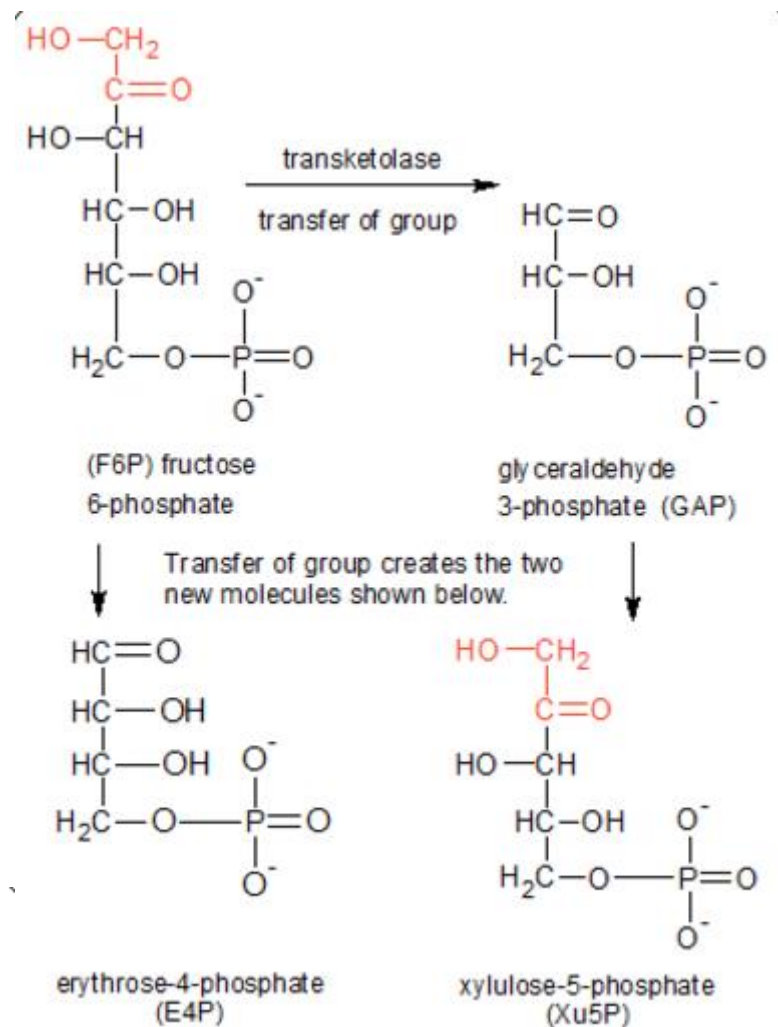
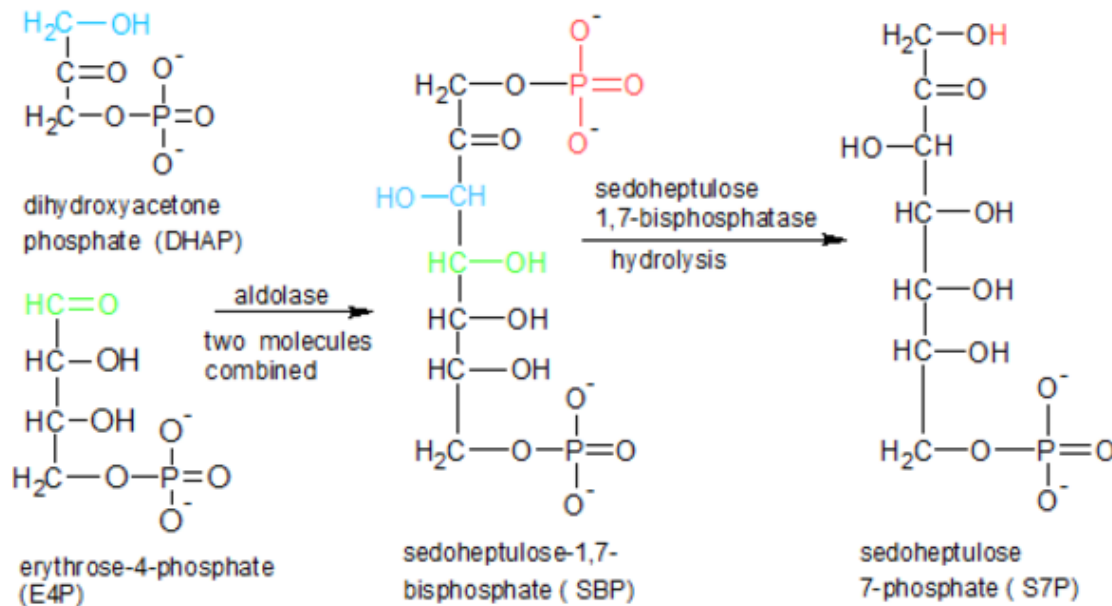
GA3P je enzymem **Triosafosfát isomerázou** konvertována na **dihydroxyaceton fosfát (DHAP)**. **DHAP** společně s **GA3P** molekulou jsou následně napojeny na sebe **Aldolázou** (enzym přenášejí 3C zbytky) a vzniká první hexóza – **Fruktóza-1,6-bisfosfát**.

Fosfátová skupina na C1 uhlíku je odštěpena hydrolýzou (**Fruktóza-1,6-bisfosfátáza**) a produkt **Fruktóza-6-fosfát (Fru6P)** je začleněn do reakcí podobných pentózovému cyklu.

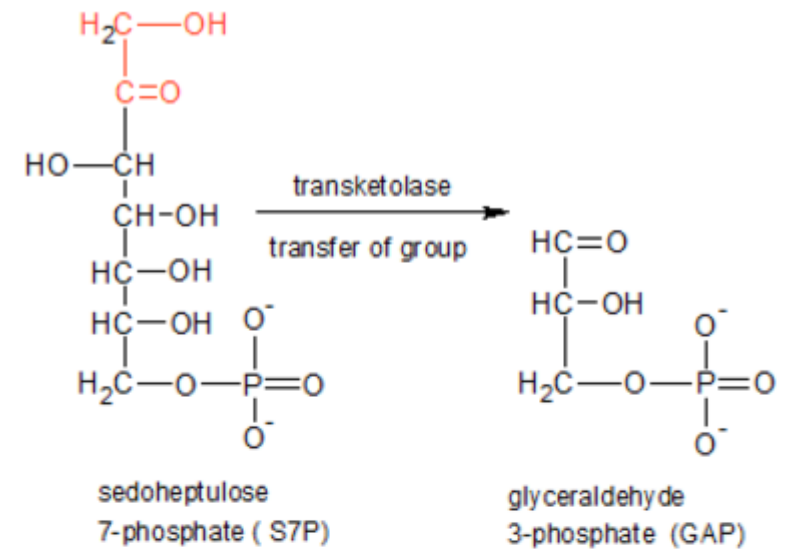


Fru6P je donorem uhlíkatého zbytku (2C) pro **transketolázu**, která jej převede na další molekulu **GA3P**. Z **GA3P** vzniká 5C cukr **xylulóza-5-P (Xyl5P)**, z **Fru6P** vzniká 4C cukr **erythróza-4-P (Ery4P)**.

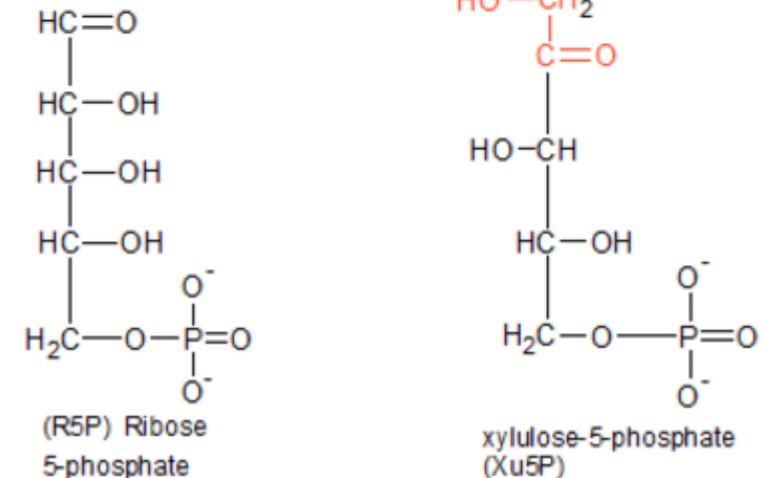
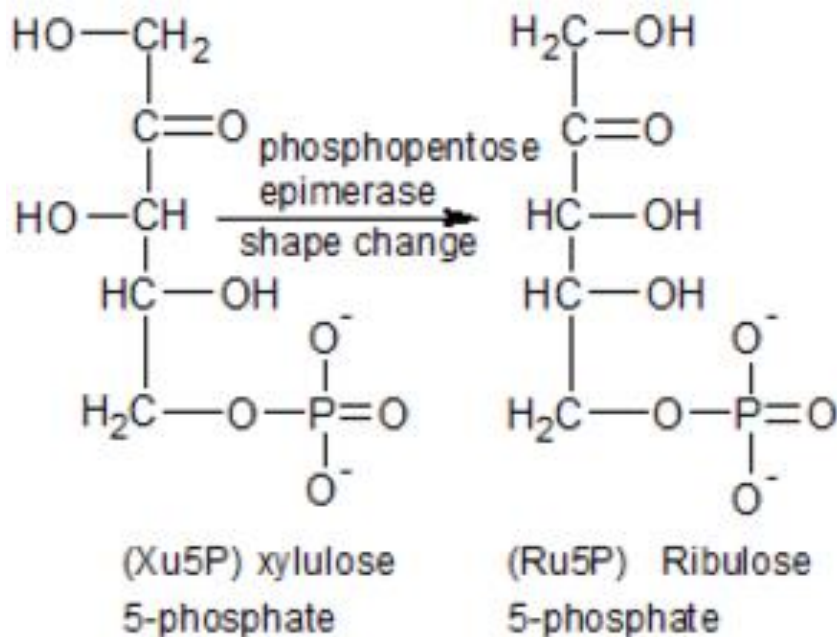
(4C) **Ery4P** a (3C) **DHAP** jsou substráty pro **aldolázu**, která řetězce napojí za vzniku (7C) **Sedoheptulózy-1,7- bisfosfátu**. První unikátní enzym - **Sedoheptulóza-1,7- bisfosfáza** hydrolyticky odštěpí fosfát z C1 uhlíku a vzniká **Sedoheptulóza-7- fosfát**.



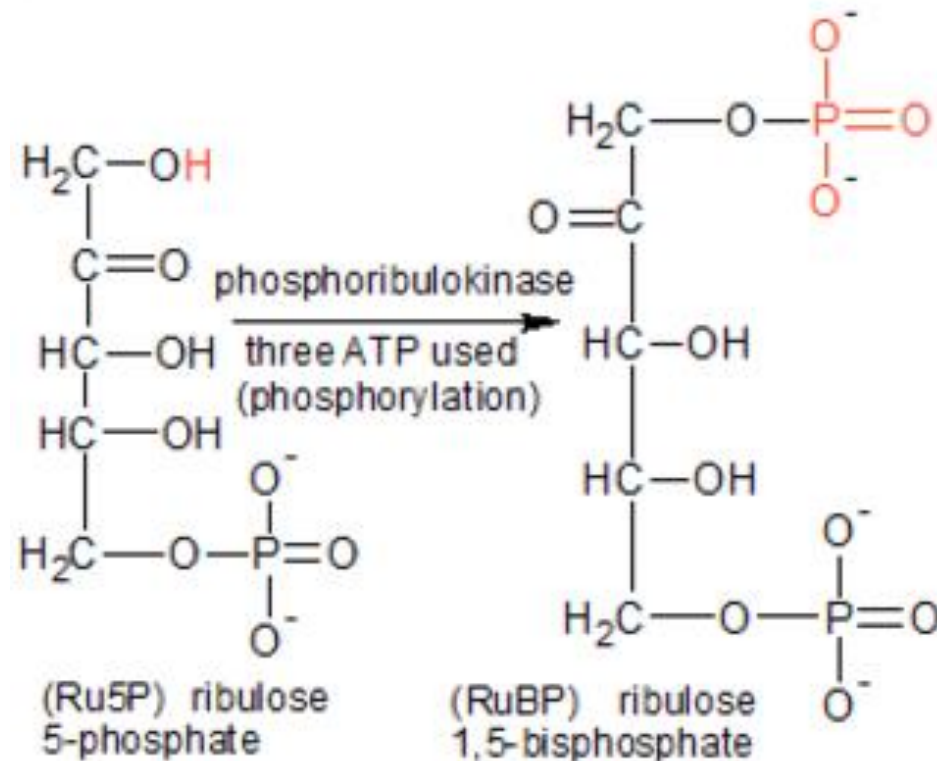
Sedoheptulóza-7-fosfát je zdrojem 2C uhlíkového zbytku pro **transketolázu**, která jej přeneše na další molekulu **GA3P**. Vznikají molekuly 5C cukru **Ribóza-5-fosfátu (Rib-5-P)** a **Xyl5P**. **Fosfopentóza isomeráza** pak mění konformaci **Rib-5-P** na **Ribulózu-5-P**, **Fosfopentóza epimerasa** mění konformaci **Xyl5P** na **Ribulózu-5-P**.



Transfer of group creates the two new molecules shown below.

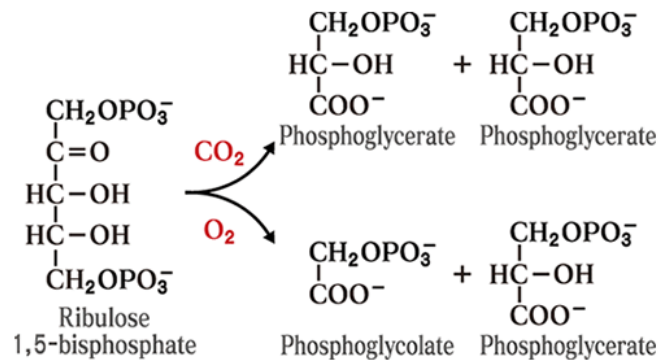


Další z **unikátních** enzymů **Fosforibóza** kináza přenáší fosfát z ATP na C1 uhlík **Ribulózy-5P** a vzniká počáteční molekula Calvinova cyklu, **Ribulóza – 1,5 – bisfosfát**.



RuBisCO je pomalý enzym (3-10 molekul CO_2/s). Navíc je i oxygenáza – a CO_2 v reakci kompetituje s O_2 (až 25% reakcí).

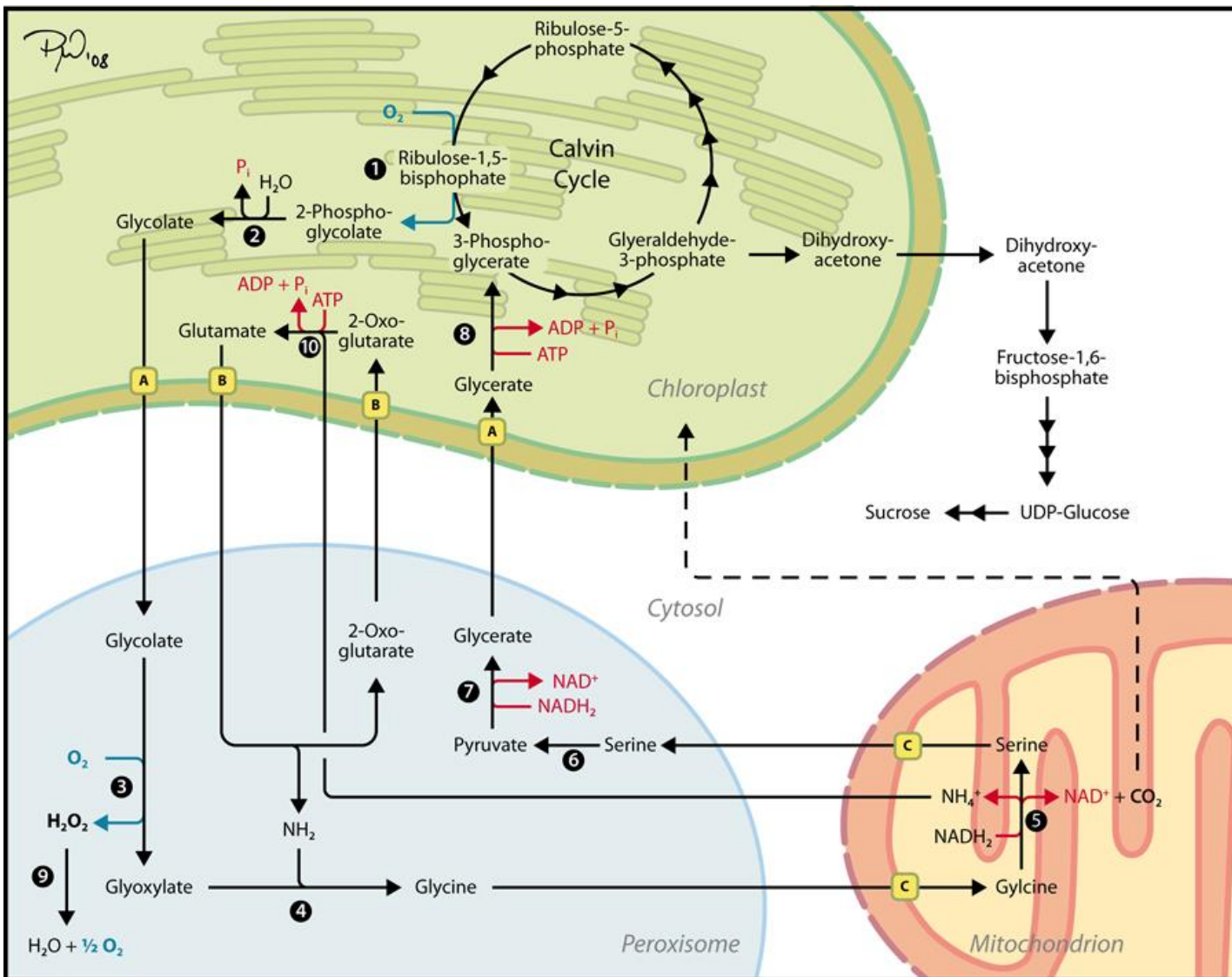
Pokud je substrátem O_2 , dochází ke vzniku 2C fosfoglykolátu a 3PG (místo 2 molekul 3PG). Fosfoglykolát je navíc inhibitor enzymů Calvinova cyklu a jeho recyklace je energeticky náročná.



©CSLS / The University of Tokyo

Fosfoglykolát je regenerován procesem fotorespirace v mitochondriích a peroxizomech. Ze dvou molekul fosfoglykolátu dochází ke vzniku jedné molekuly 3PG a CO_2 . 3PG je následně využit v Calvinově cyklu.

Některé rostliny řeší neefektivitu RuBisCO zvýšením CO_2 v buňce (C4 rostliny). Kompetici O_2 a CO_2 brání přílišná asimilace CO_2 do cukrů při vysoké intenzitě osvětlení a vysoké teplotě (vysoká teplota snižuje hladinu CO_2 v roztoku).



Photorespiration

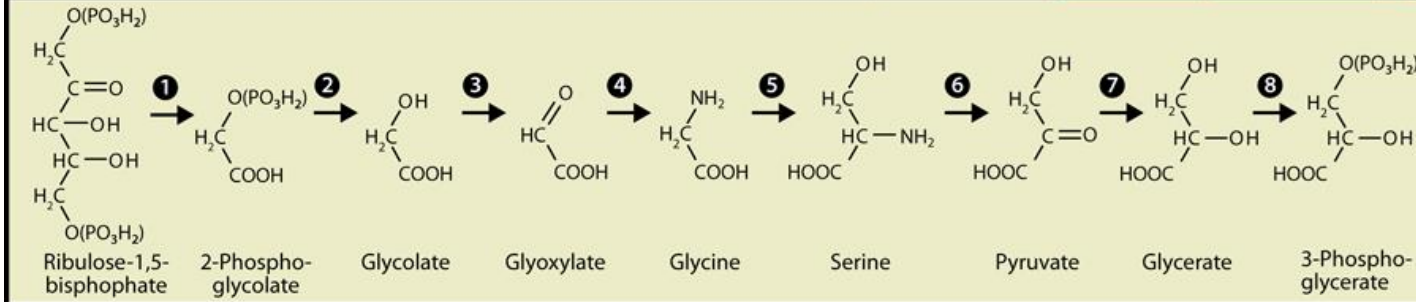
- Enzymes**
- 1 RubisCO
 - 2 Phosphoglycolate phosphatase
 - 3 Glycolate oxidase
 - 4 Glutamate-Glyoxylate aminotransferase
 - 5 Glycine decarboxylase complex
 - 6 Serin-Glyoxylate aminotransferase
 - 7 Pyruvate reductase
 - 8 Glycerate kinase
 - 9 Catalase
 - 10 Glutamate synthase & Glutamine synthetase

- Translocators**
- A Glycerate-Glycolate translocator
 - B Malate-Glutamate/2-Oxoglutarate translocator
 - C Amino acid translocator

- Abbreviations**
- P_i / (PO₃H₂) Phosphate
 - ATP/ADP Adenitri/diphosphate
 - NADH₂ Nicotinamide adinine dinucleotide
 - NH₄⁺ Ammonium
 - NH₂ Amino group
 - H₂O₂ Hydrogen peroxide
 - RubisCO Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase

Not drawn to scale! Enzymes and some compounds not directly involved in photorespiration are omitted for clarity.

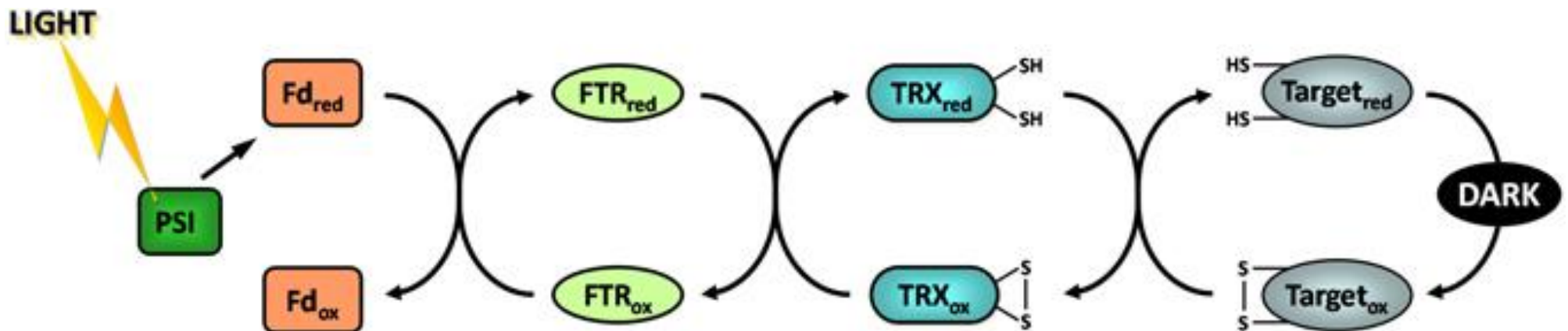
Buchanan BB, Grussem W, Jones RL (2000). Biochemistry and Molecular Biology of Plants. Am Soc Plant Phys (Rockville).



Dalším regulačním mechanismem, který synchronizuje světelnou a temnou fázi fotosyntézy je redukční aktivita ferredoxinu.

Pokud je **Ferredoxin** v PSI redukován, může redukovat a aktivovat další z enzymů – **Ferredoxin:Thioredoxin reductázu**. Enzym obsahuje **4Fe-4S** centra, které přenáší elektron z ferredoxinu na **Thioredoxin**. Elektrony na Thioredoxinu slouží k redukci bisulfidického můstku v aktivním místě proteinu.

Thioredoxin pak následně redukuje ostatní disulfidické můstky na jiných proteinech (jako jsou dehydrogenázy, kinázy a fosfatázy Calvinova cyklu). **Rozbitím a redukcí disulfidického můstku se mění jejich konformace a aktivují se.**

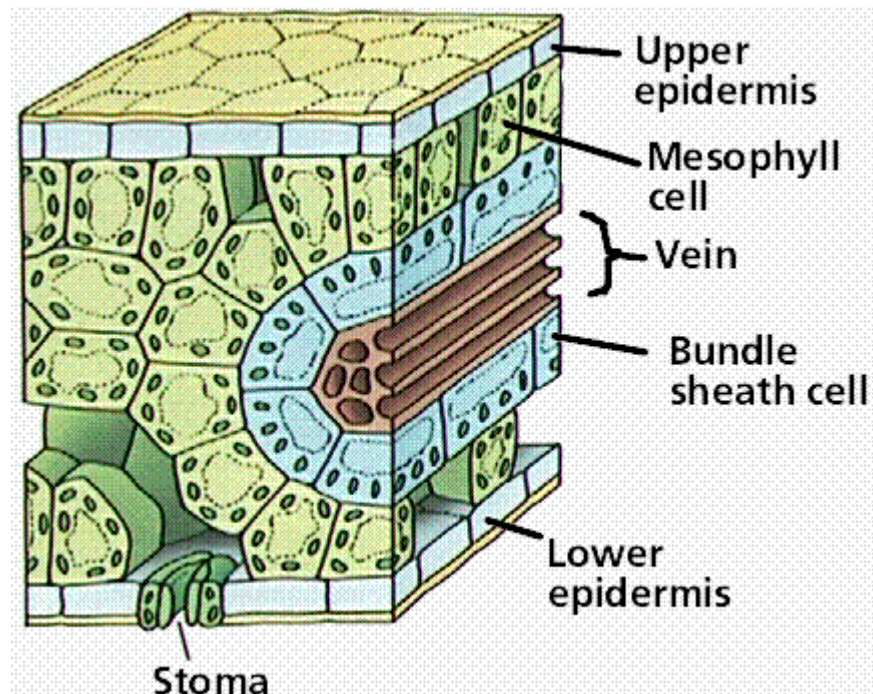


C4 fixace uhlíku (Hatch-Slackův cyklus)

Alternativní cesta asimilace CO_2 před Calvinovým cyklem. První molekula vznikající fixací CO_2 má 4C (proto C4 dráha, oproti C3 dráze – kdy je první molekulou 3PG).

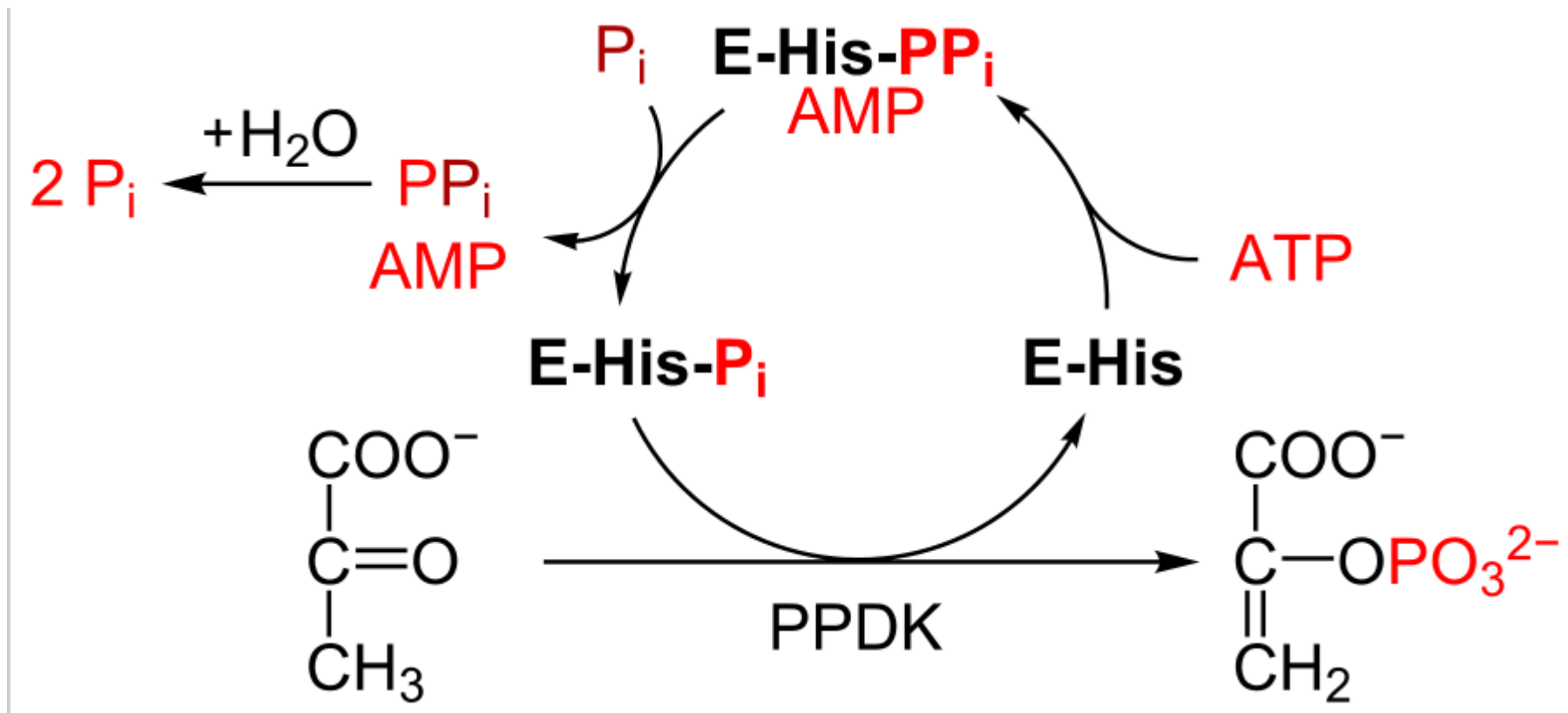
C4 dráha potlačuje negativní vliv nespecificity RuBisCO k CO_2 a O_2 tím, že ve fotosyntetizujících buňkách hladinu CO_2 navyšuje.

Listy C4 rostlin mají specifickou anatomii. Cévní svazky jsou obaleny dvěma typy buněk. Vnitřní kruh je obsazen buňkami pochvy cévního svazku. Tyto buňky jsou fotosyntetizující. Jsou obklopeny buňkami mesofylu – ty neobsahují RuBisCO a její chloroplasty nemají grana.



CO₂ je ze vzduchu zachycován v buňkách mezofylu. V roztoku ve formě hydrogenuhličitanu se váží na **Fosfoenolpyruvát (PEP)**.

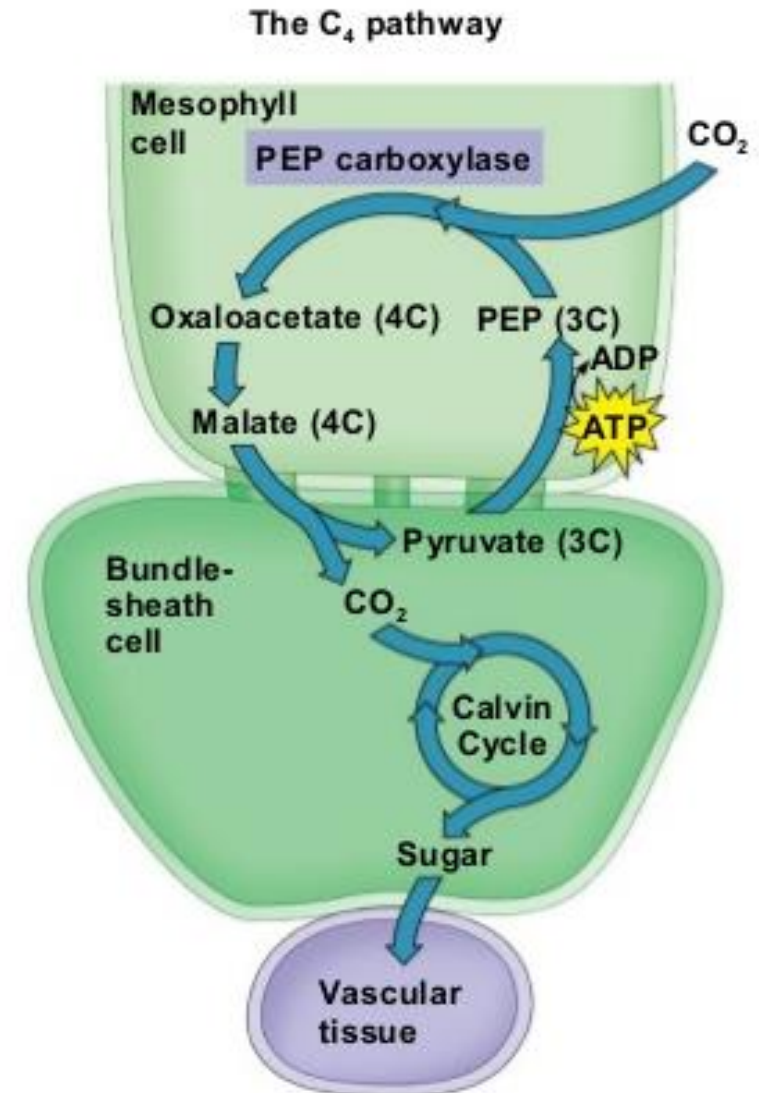
PEP je syntetizován z **pyruvátu** pomocí enzymu **Pyruvát fosfát dikinázou**. Enzym na sebe naváže ATP. ATP se štěpí na AMP a dvě fosfátové skupiny jsou navázané na enzymu. Následně se váže další substrát, anorganický fosfát a dojde k uvolnění difosfátu. Zůstává monofosforylovaný enzym. Teprve pak dochází k fosforylaci pyruvátu na PEP.

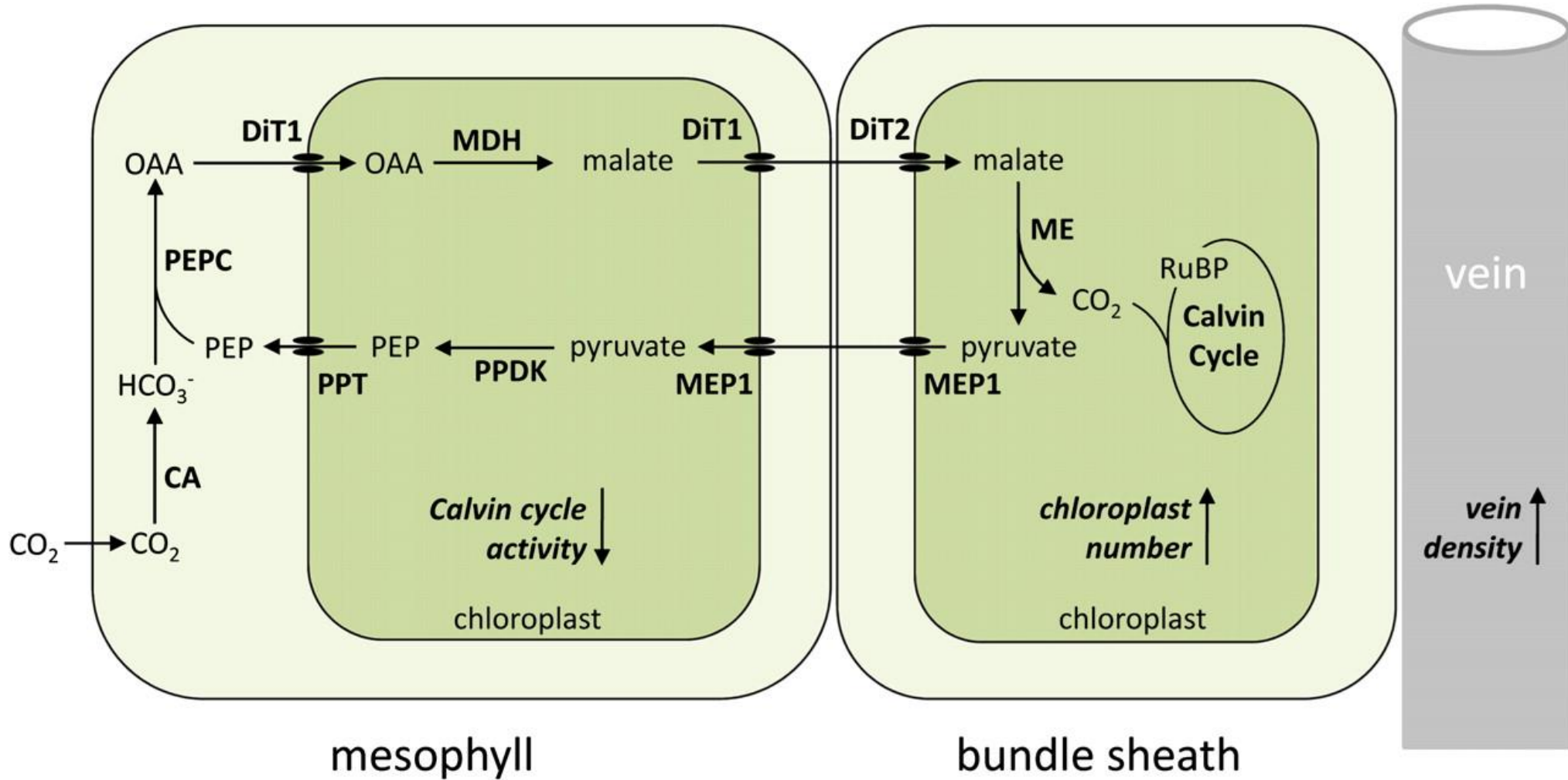


Hydrogenuhlíčan se váže na PEP za katalýzy enzymu **PEP karboxylázou**. Dochází k uvolnění fosfátu a vzniká molekula s 4C – **oxalacetát**. **Oxalacetát** je pak redukován NADH na **malát**, který je transportován do buněk pochvy cévního svazku.

Následně je z malátu uvolněna molekula CO_2 pomocí **jablečného enzymu (malát dehydrogenáza/karboxyláza)**. V reakci je redukován NADP^+ na NADPH . Dalším produktem reakce je **pyruvát** (3C molekula), která je transportována ven z buněk a opětovně regenerována.

CO_2 je následně využito v Calvinově cyklu. Buňky musí udržet vysokou koncentraci CO_2 v cytosolu a proto je jejich buněčná stěna obalena voskem – **suberinem**.





C4 rostliny díky zvýšené koncentraci CO_2 potlačují negativní efekt O_2 na RuBisCO. Díky tomu mohou růst rychleji v teplém prostředí nebo v prostředí se sníženou koncentrací CO_2 . Také lépe hospodaří s vodou.

Nevýhodou je vyšší spotřeba energie – protože CO_2 je v buňce vázán dvakrát. C3 rostliny využívající pouze Calvinův cyklus spotřebují 18 ATP k syntéze glukózy, C4 rostlina 30 ATP.

C4 rostliny - kukuřice, cukrová třtina, proso.



CAM dráha (Crassulacean acid metabolism)

Odvozené od latinského názvu pro tlustice. V teplých podmínkách jsou průduchy listů CAM rostlin zavřené a brání vypařování vody. V chladu, většinou v noci, se průduchy otevírají a rostlina nabírá CO_2 .

Mechanismus vazby CO_2 je podobný jako u C_4 rostlin – CO_2 je vázán na PEP (pyruvát fosfát dikináza). Ale následně vzniklý malát je skladován ve vakuolách. Ve dne, kdy je aktivní fotosyntéza je malát transportován z vakuol a je štěpen na pyruvát a CO_2 .



