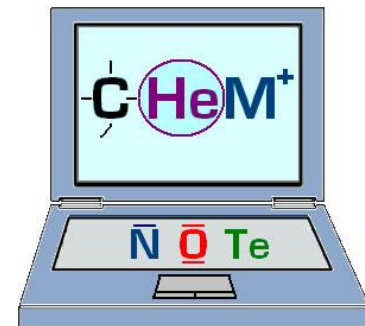




Evropský sociální fond
Praha & EU: Investujeme do vaší budoucnosti

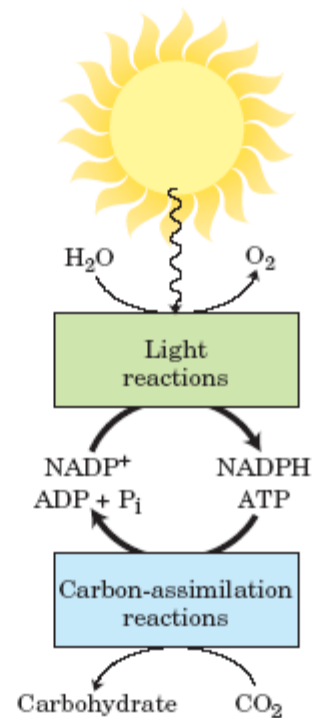
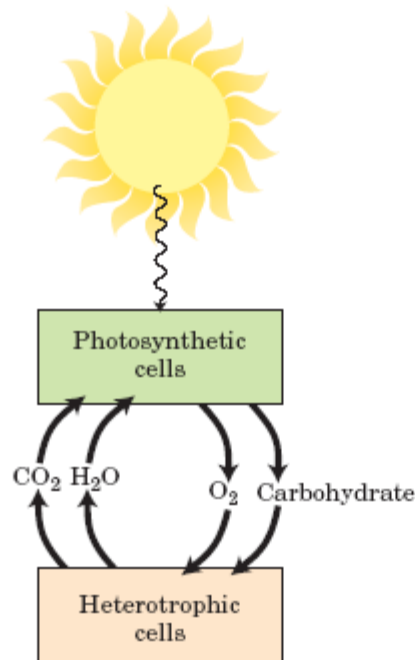


Fotosyntéza

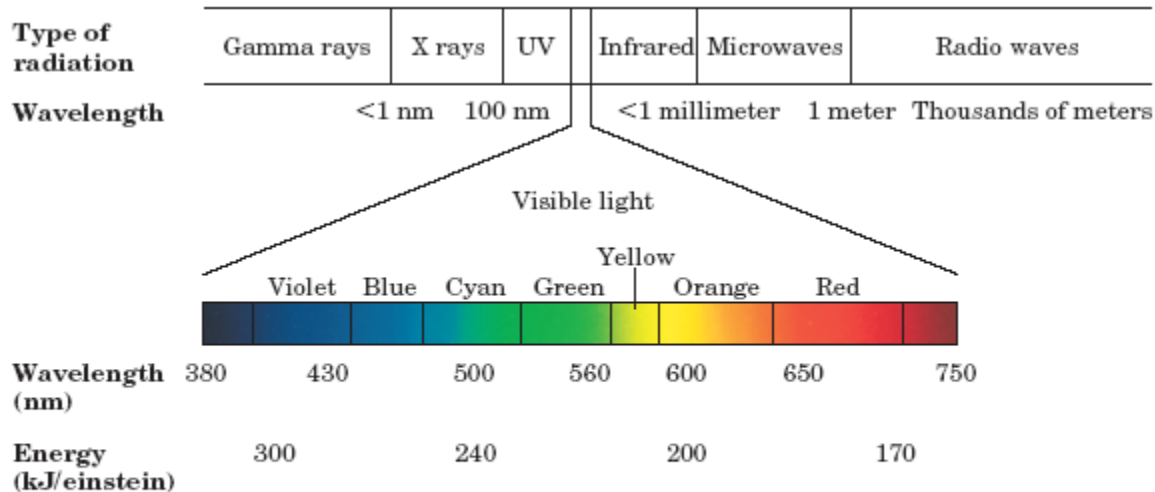
Fotosyntéza

- pohlcení energie slunečního záření a její přeměna na chemickou energii
- rovnováha fotosyntetisujících a heterotrofních organismů
- Fotosyntetisující organismy pohlcují sluneční energii a tvoří ATP a NADPH, které potom používají jako zdroje energie pro tvorbu sacharidů a ostatních organických sloučenin z CO_2 a H_2O , současně při tom uvolňují do atmosféry O_2
- Aerobní heterotrofové používají O_2 na degradaci energeticky bohatých organických produktů fotosyntézy na CO_2 a H_2O za vzniku ATP. CO_2 se vrací do atmosféry pro nové použití fotosyntetisujícími organismy.
- Sluneční energie tak pohání cyklus CO_2 a O_2 biosférou a zajišťuje redukované substráty (např. glukosu), na kterých závisují nefotosyntetisující organismy

Solar energy as the ultimate source of all biological energy. Photosynthetic organisms use the energy of sunlight to manufacture glucose and other organic products, which heterotrophic cells use as energy and carbon sources.

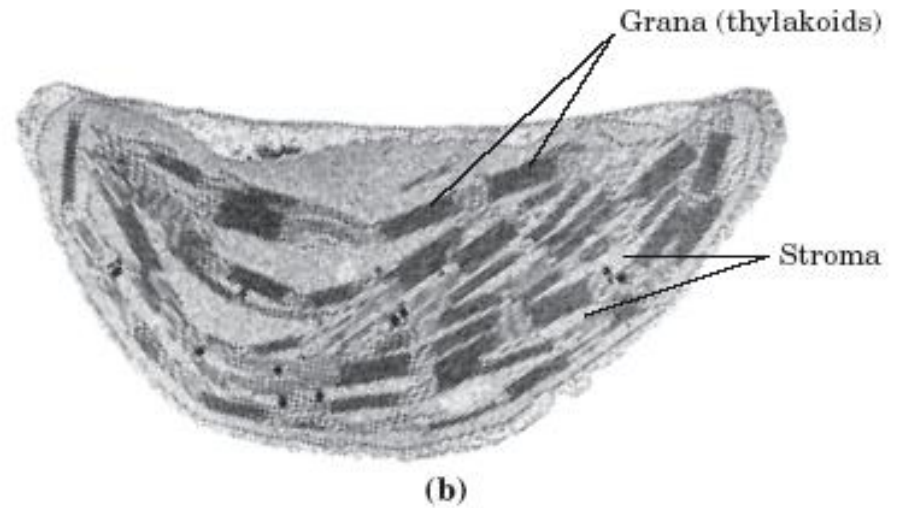
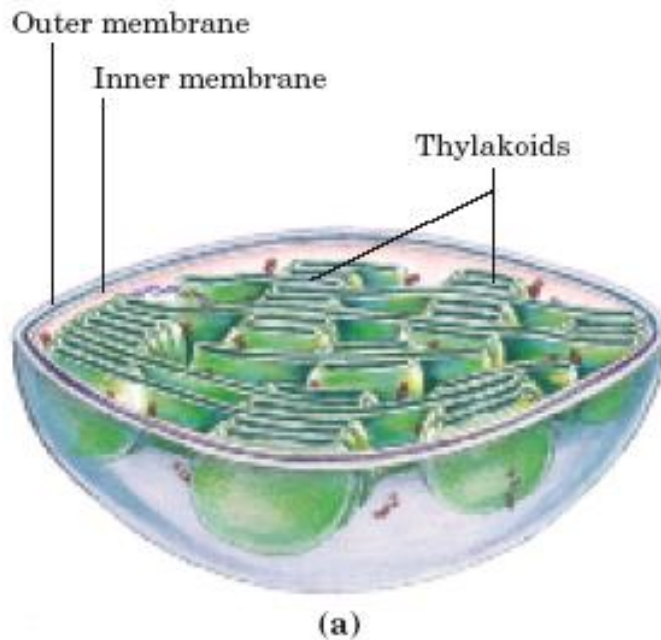


The light reactions of photosynthesis generate energy-rich NADPH and ATP at the expense of solar energy. These products are used in the carbon-assimilation reactions, which occur in light or darkness, to reduce CO₂ to form trioses and more complex compounds (such as glucose) derived from trioses.



Ročně zabuduje 10^{11} tun uhlíku

Electromagnetic radiation. The spectrum of electromagnetic radiation, and the energy of photons in the visible range of the spectrum. One einstein is 6×10^{23} photons.



Chloroplast. (a) Schematic diagram. (b) Electron micrograph at high magnification showing grana, stacks of thylakoid membranes.

sled reakcí, jimiž bakterie, řasy a rostliny pomocí určitých barviv a energie slunečního záření syntetizují sacharidy z CO_2 a vody

lokalizace – chloroplasty – membrána thylakoidů

5 μ dlouhý útvar, rozmanité co do velikosti i tvaru

Reakce **závislé na světle** probíhají v thylakoidní membráně

pohlcování fotonů, výroba NADPH, ATP, fotolýza vody

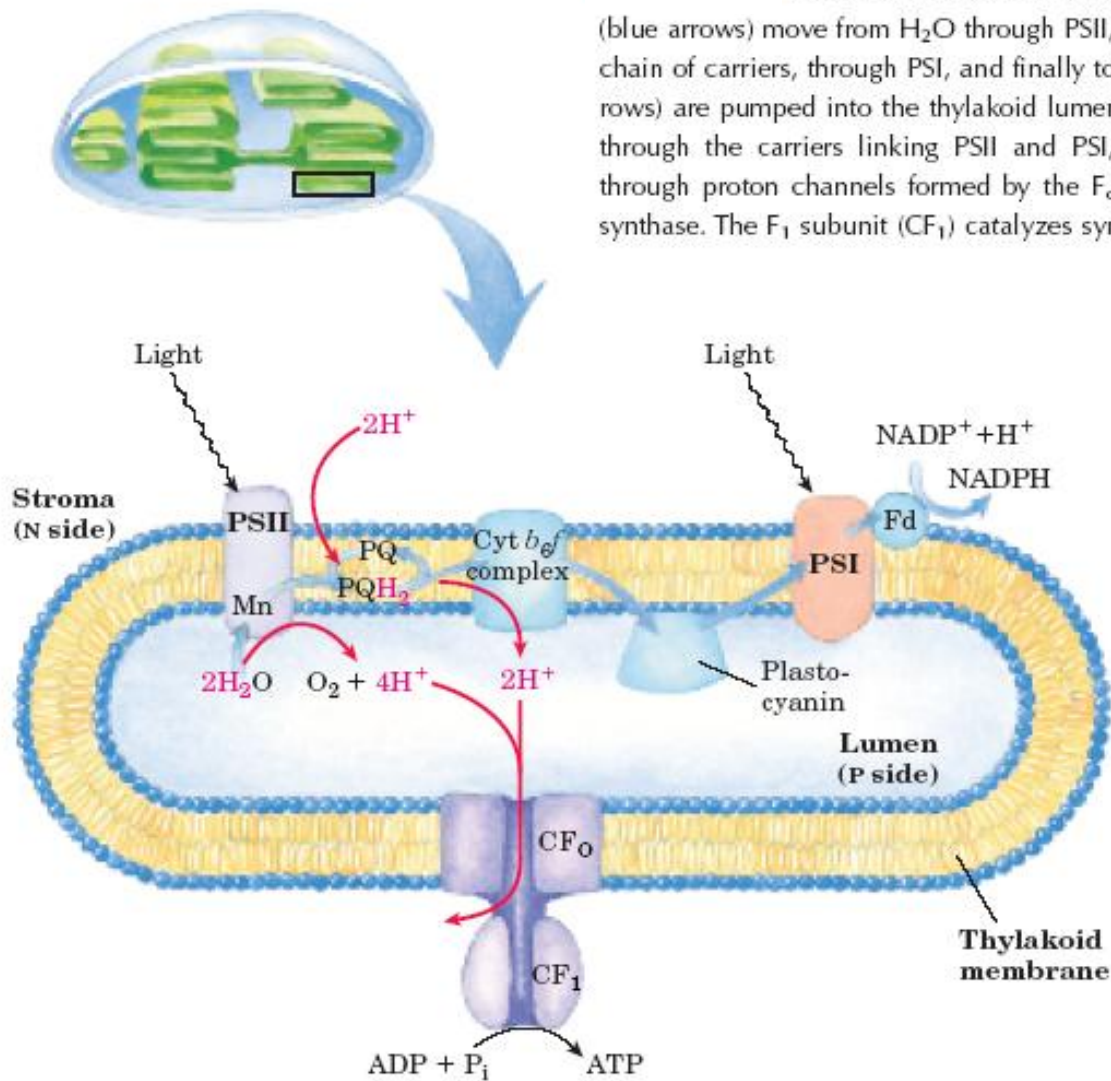
reakce **nezávislé na světle** potom probíhají v stromatu chloroplastů

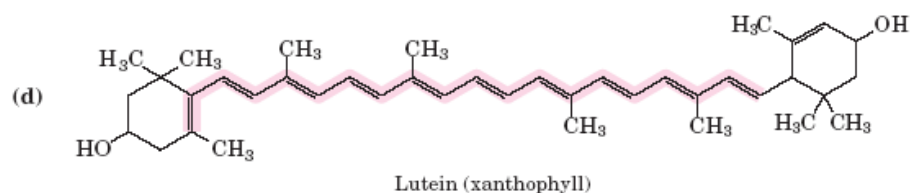
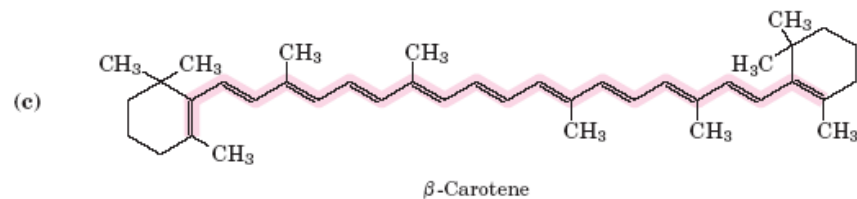
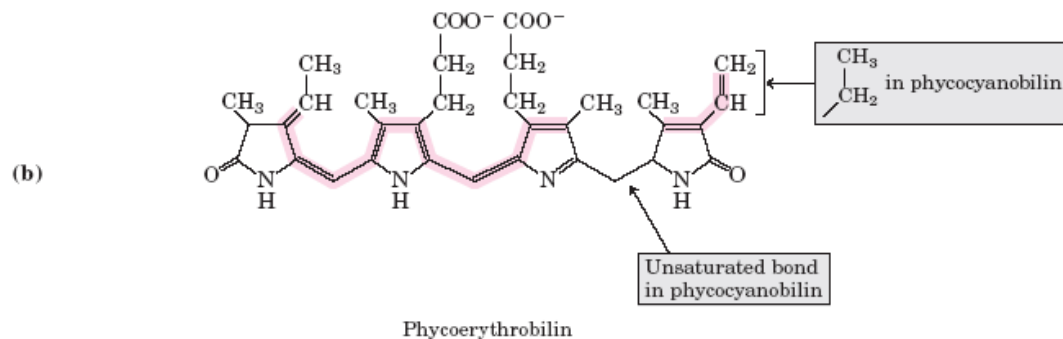
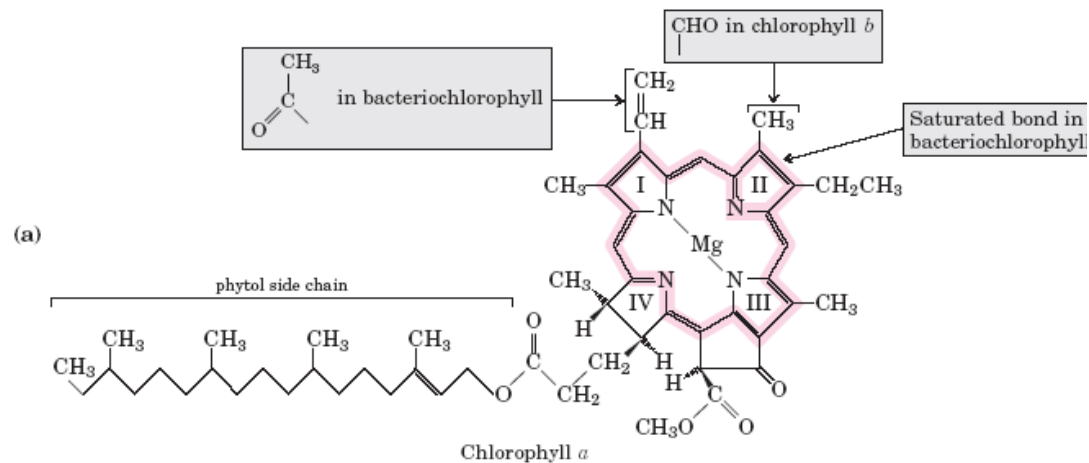
využití NADPH, ATP a CO_2 na syntézu sacharidů



Proton and electron circuits in thylakoids.

Electrons (blue arrows) move from H_2O through PSII, through the intermediate chain of carriers, through PSI, and finally to NADP^+ . Protons (red arrows) are pumped into the thylakoid lumen by the flow of electrons through the carriers linking PSII and PSI, and reenter the stroma through proton channels formed by the F_o (designated CF_o) of ATP synthase. The F_1 subunit (CF_1) catalyzes synthesis of ATP.





Primary and secondary photopigments. (a) Chlorophylls *a* and *b* and bacteriochlorophyll are the primary gatherers of light energy. (b) Phycoerythrobilin and phycocyanobilin (phycobilins) are the antenna pigments in cyanobacteria and red algae. (c) β -Carotene (a carotenoid) and (d) lutein (a xanthophyll) are accessory pigments in plants. The areas shaded pink are the conjugated systems (alternating single and double bonds) that largely account for the absorption of visible light.

chlorofyl – zelený,
nejrozšířenější, několik typů (a, b, c)

bakteriochlorofyly a, b – obdoba chlorofylů, v bakteriích pomocná barviva:

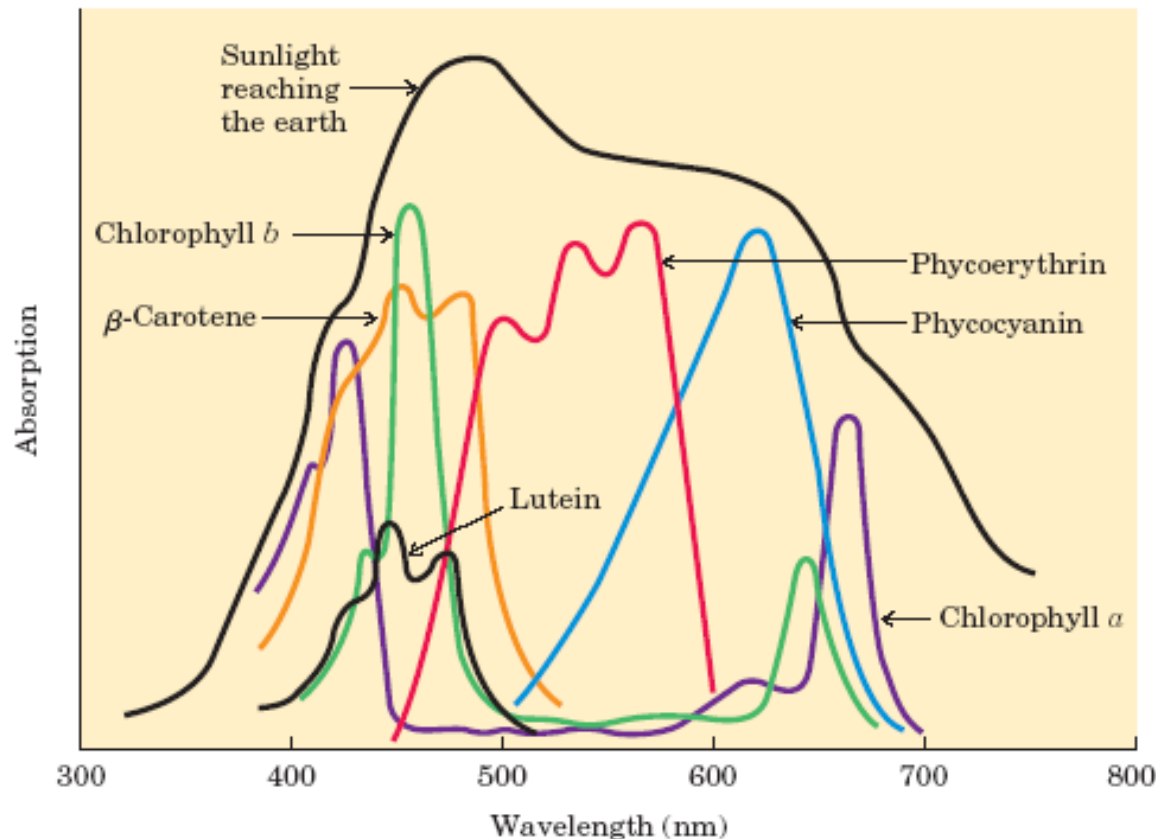
karotenoidy – červené, oranžové a žluté

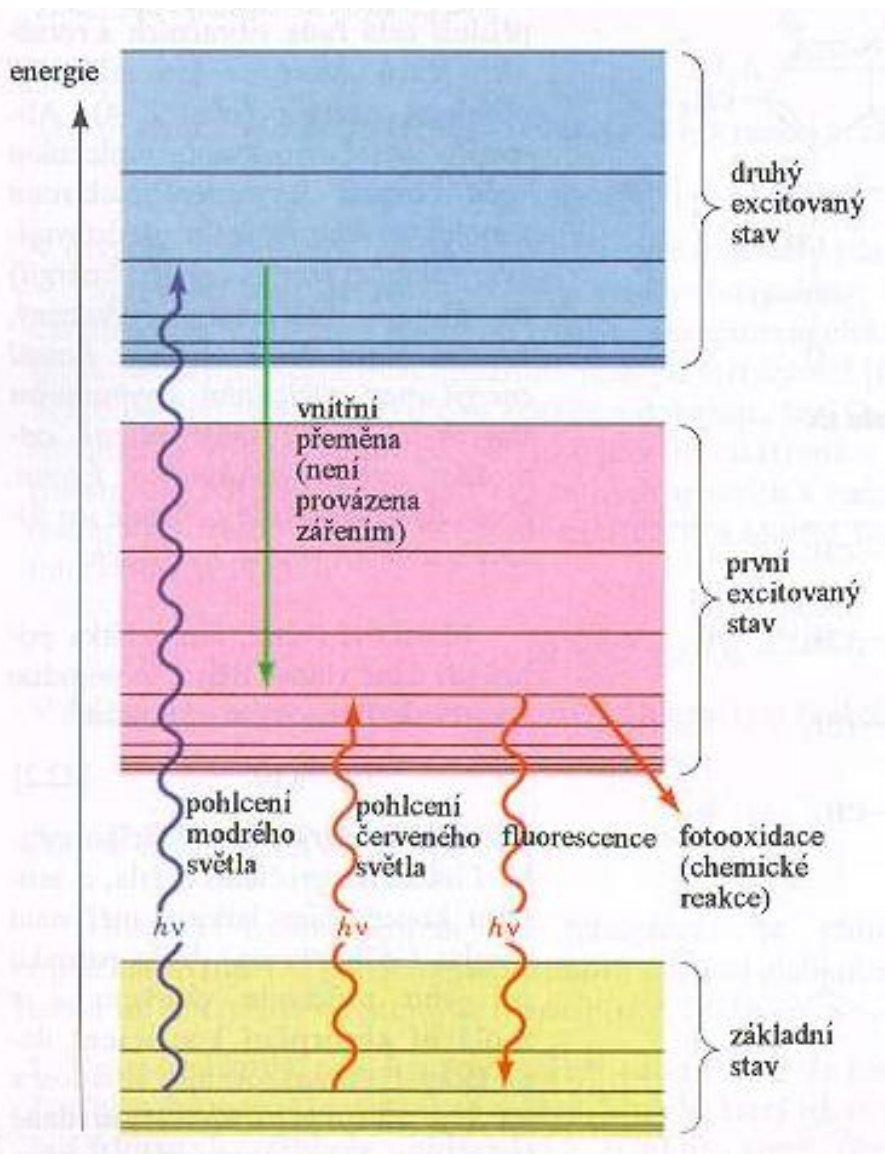
phycobilliny – phycocyanin a phycoerythrin – modré a červené

xanthofyly – oxidované karotenoidy

společně pokrývají celé spektrum viditelného světla

- Chlorofyly mají mnoho konjugovaných dvojných vazeb, silně proto pohlcují viditelné světlo (nejintenzivnější část světelného záření), malé změny ve struktuře chlorofylu způsobují rel. velkou změnu v absorpčních vlastnostech





Způsoby proměny excitační energie:

- Vnitřní přeměna, běžný způsob zániku excitační energie, přeměna na teplo, velmi rychlý pochod
- Fluorescence, excitovaná molekula vyše foton, čímž přejde do základního stavu, mnohem pomalejší
- Přenos excitonu (rezonanční přenos energie), přenos na blízkou neexcitovanou molekulu
- Fotooxidace, světlem excitovaná molekula se oxiduje tím, že přenesse elektron na molekulu akceptoru (kterou tím redukuje)

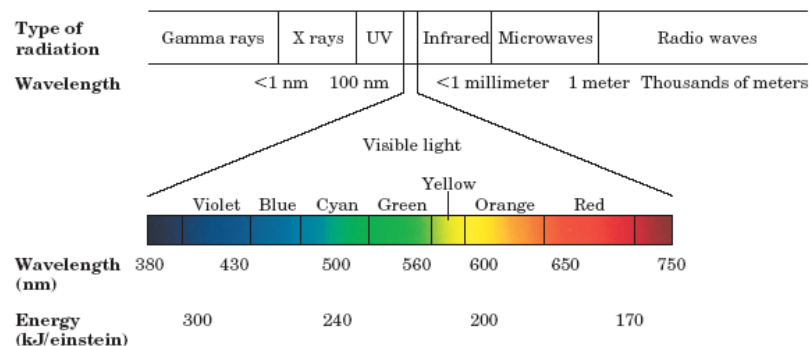
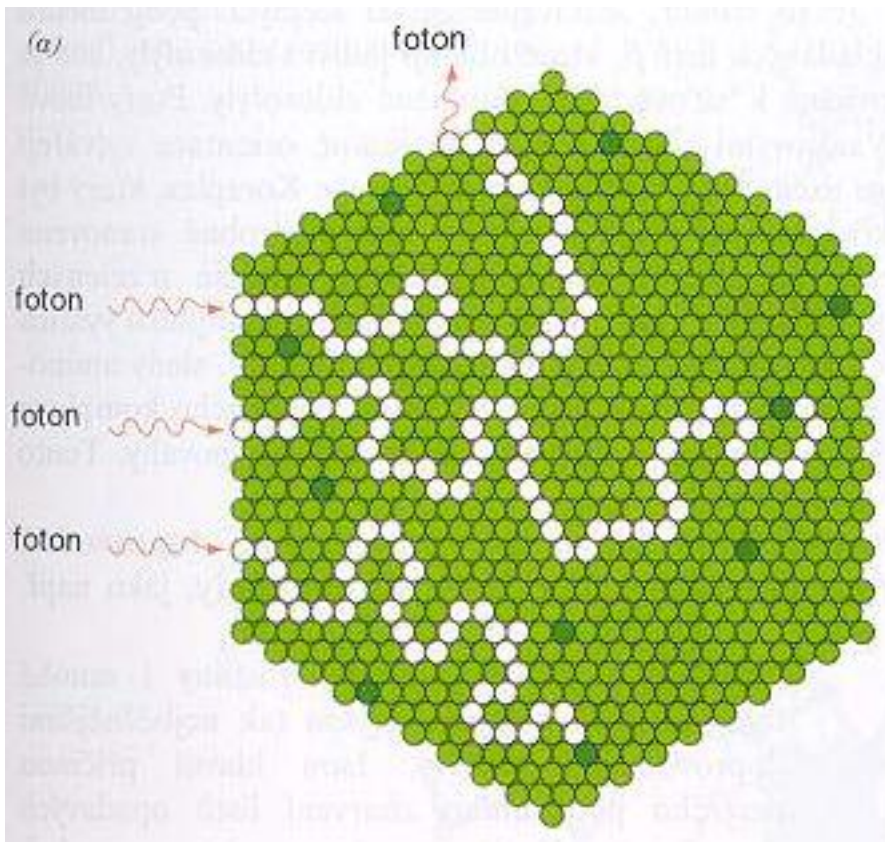


FIGURE 19-39 Electromagnetic radiation. The spectrum of electromagnetic radiation, and the energy of photons in the visible range of the spectrum. One einstein is 6×10^{23} photons.

fotosystémy - funkční jednotky

anténové systémy – reakční centrum je obklopeno dalšími molekulami chlorofylu, které sbírají světlo a přenášejí excitované elektrony do centra, 100-5000 anténních molekul na 1 reakční centrum, cílem zvýšit tok elektronů reakčním centrem i při nižších intenzitách světla



Tok energie v komplexu světlosběrné antény. (a) Excitace (bílé kroužky) vybuzená pohlcením fotonu se přenáší jako exciton v náhodném pořadí mezi molekulami anténního komplexu (světlezelené kroužky), až je buď polapena chlorofylem reakčního centra (tmavězelené kroužky) nebo, což je méně časté, vyzářena jako fluorescence. (b) Chlorofyl reakčního centra může excitaci polapit, poněvadž jeho nejnižší excitovaný stav má nižší obsah energie nežli nejnižší excitované stavy molekul chlorofylu v anténě.



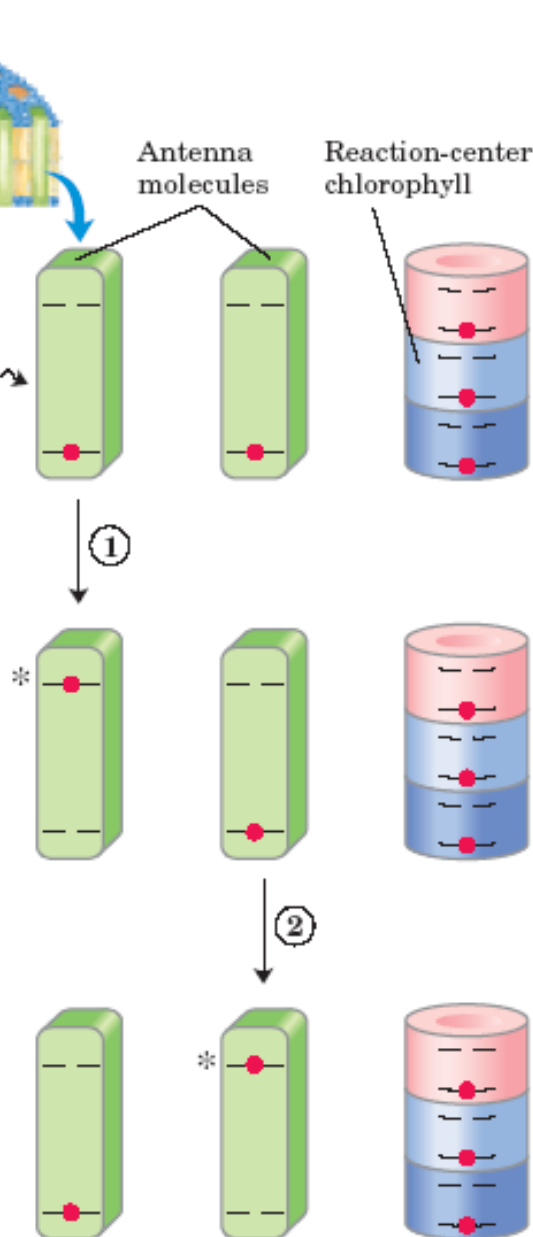
Antenna molecules

Reaction-center chlorophyll

Light

Light excites an antenna molecule (chlorophyll or accessory pigment), raising an electron to a higher energy level.

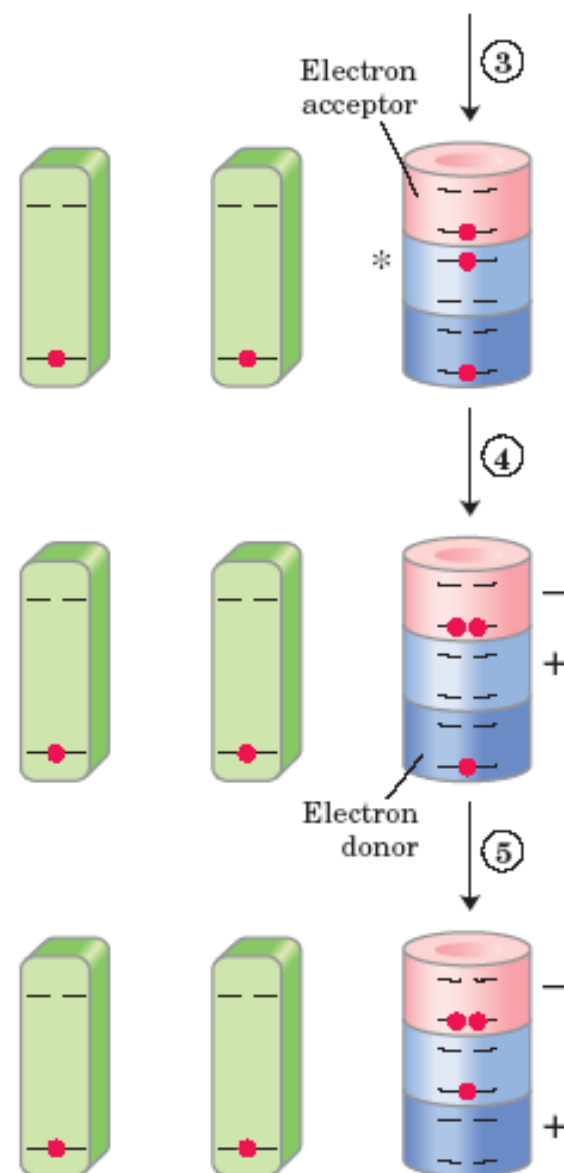
The excited antenna molecule passes energy to a neighboring chlorophyll molecule (resonance energy transfer), exciting it.



This energy is transferred to a reaction-center chlorophyll, exciting it.

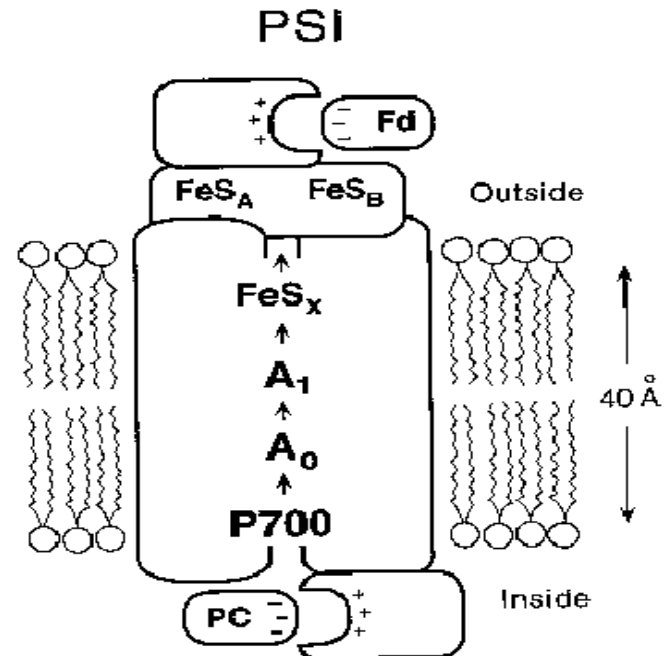
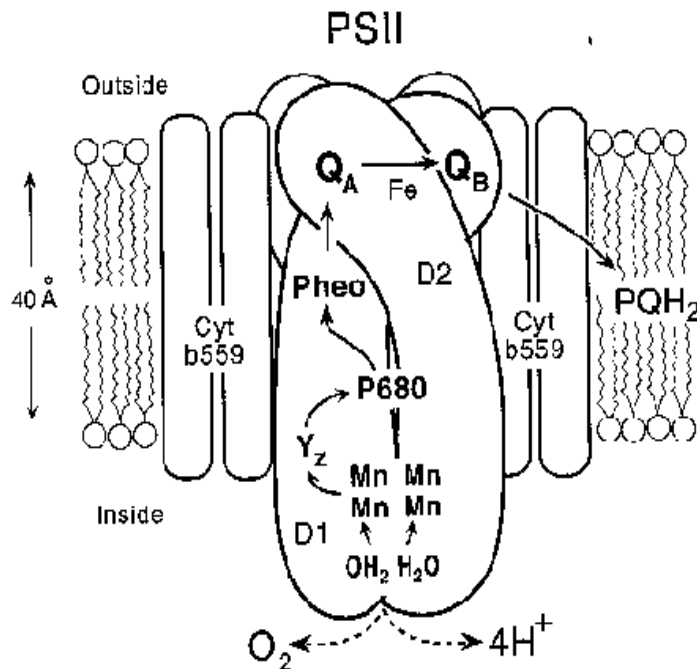
The excited reaction-center chlorophyll passes an electron to an electron acceptor.

The electron hole in the reaction center is filled by an electron from an electron donor.

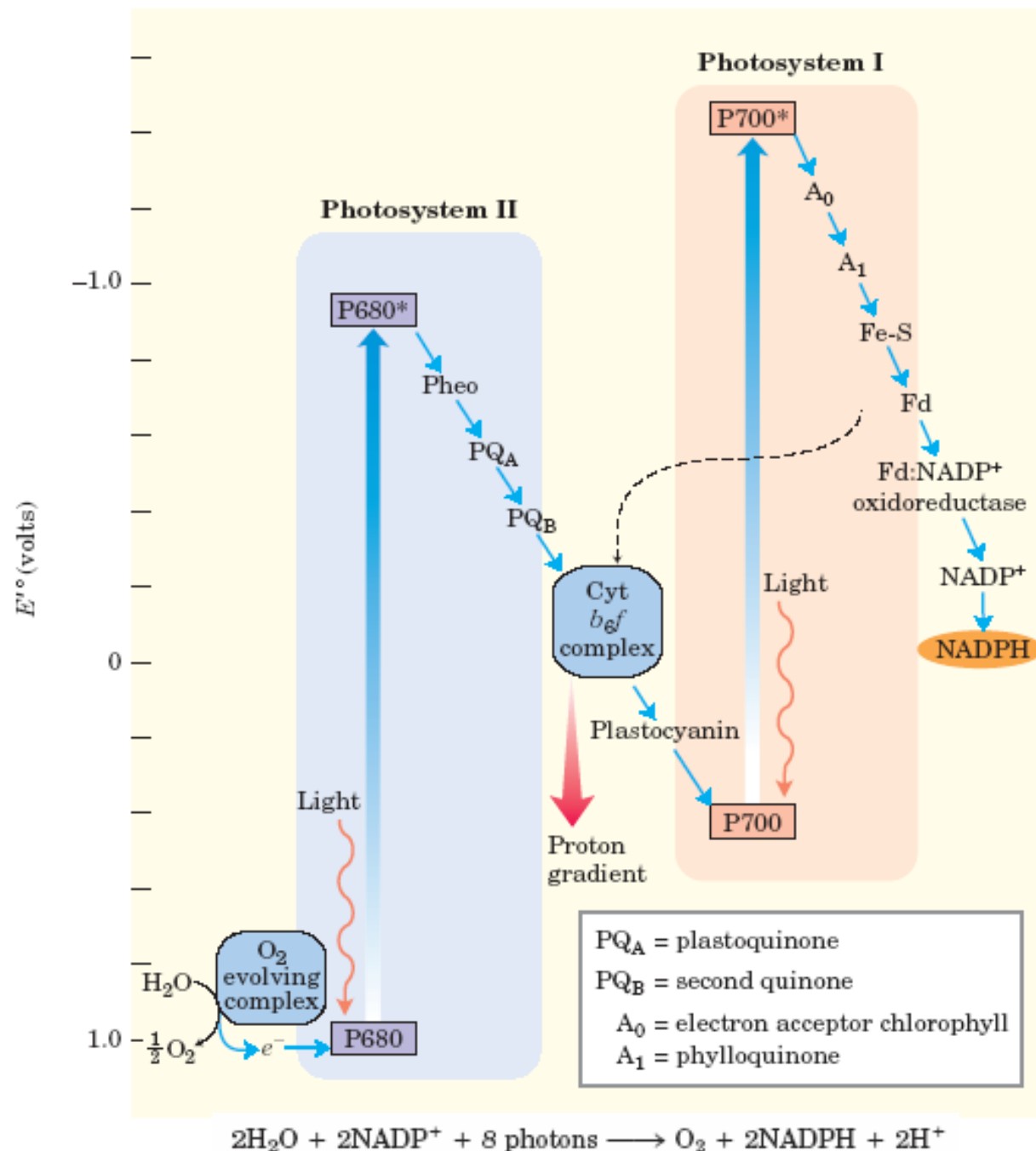


The absorption of a photon has caused separation of charge in the reaction center.

- Fotosystém II, reakční centrum P680, využívá světlo o vlnové délce pod 680 nm, fotolýza vody, přenos elektronů na plastochinon přes feofytin
- Fotosystém I, reakční centrum P700, využívá světlo o vlnové délce pod 700 nm, tvorba NADPH, přenos elektronů z chlorofylu a fylochinon na FeS centra a ferredoxin, regenerace pomocí plastochinonu



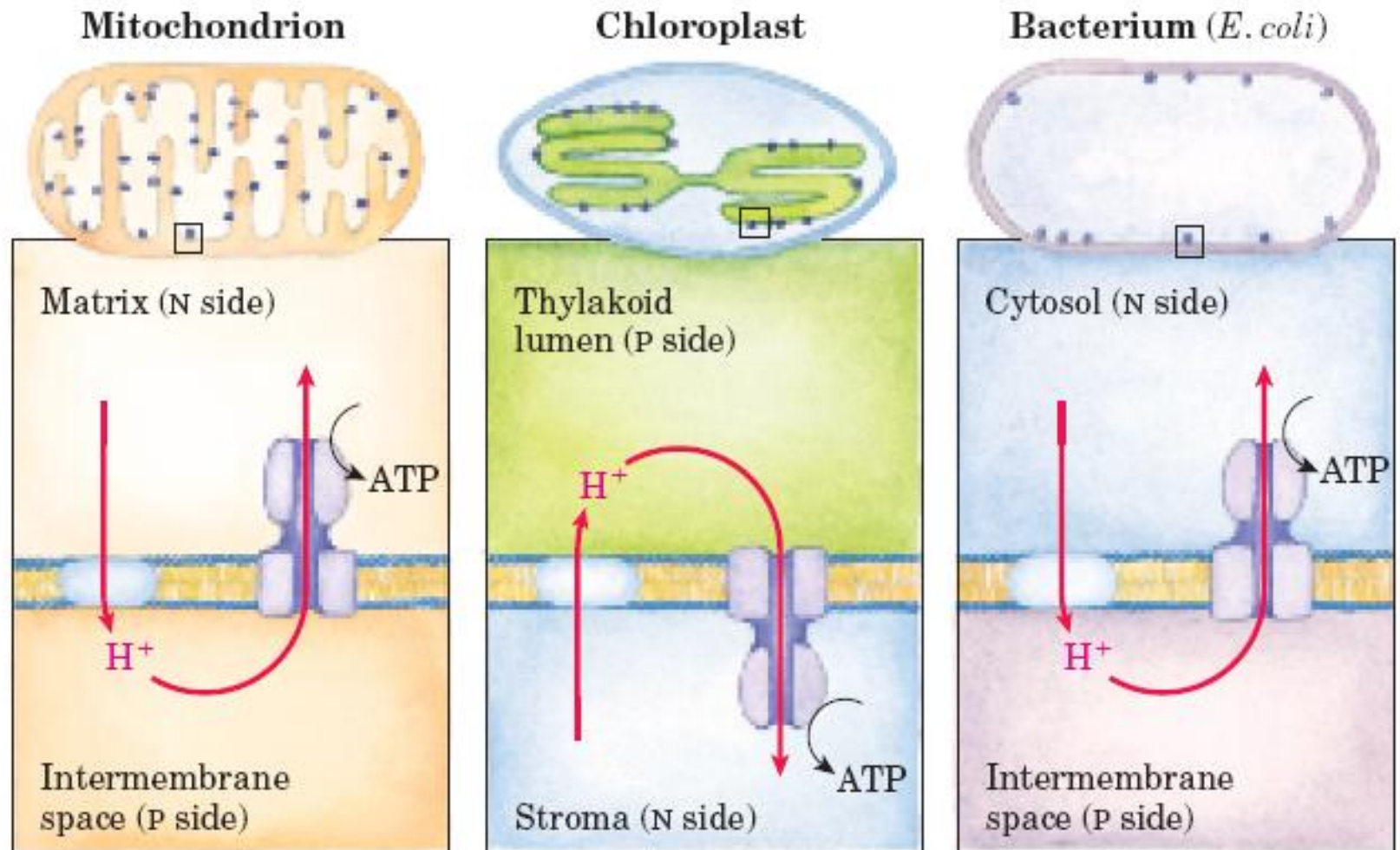
Z - schéma



Integration of photosystems I and II in chloroplasts. This "Z scheme" shows the pathway of electron transfer from H_2O (lower left) to NADP^+ (far right) in noncyclic photosynthesis. The position on the vertical scale of each electron carrier reflects its standard reduction potential. To raise the energy of electrons derived from H_2O to the energy level required to reduce NADP^+ to NADPH , each electron must be "lifted" twice (heavy arrows) by photons absorbed in PSII and PSI. One photon is required per electron in each photosystem. After excitation, the high-energy electrons flow "downhill" through the carrier chains shown. Protons move across the thylakoid membrane during the water-splitting reaction and during electron transfer through the cytochrome b_6f complex, producing the proton gradient that is central to ATP formation. The dashed arrow is the path of cyclic electron transfer (discussed later in the text), which involves only PSI; electrons return via the cyclic pathway to PSI, instead of reducing NADP^+ to NADPH .

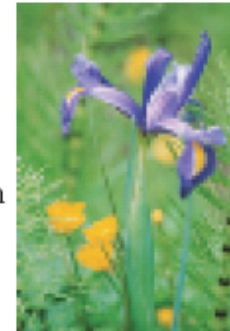
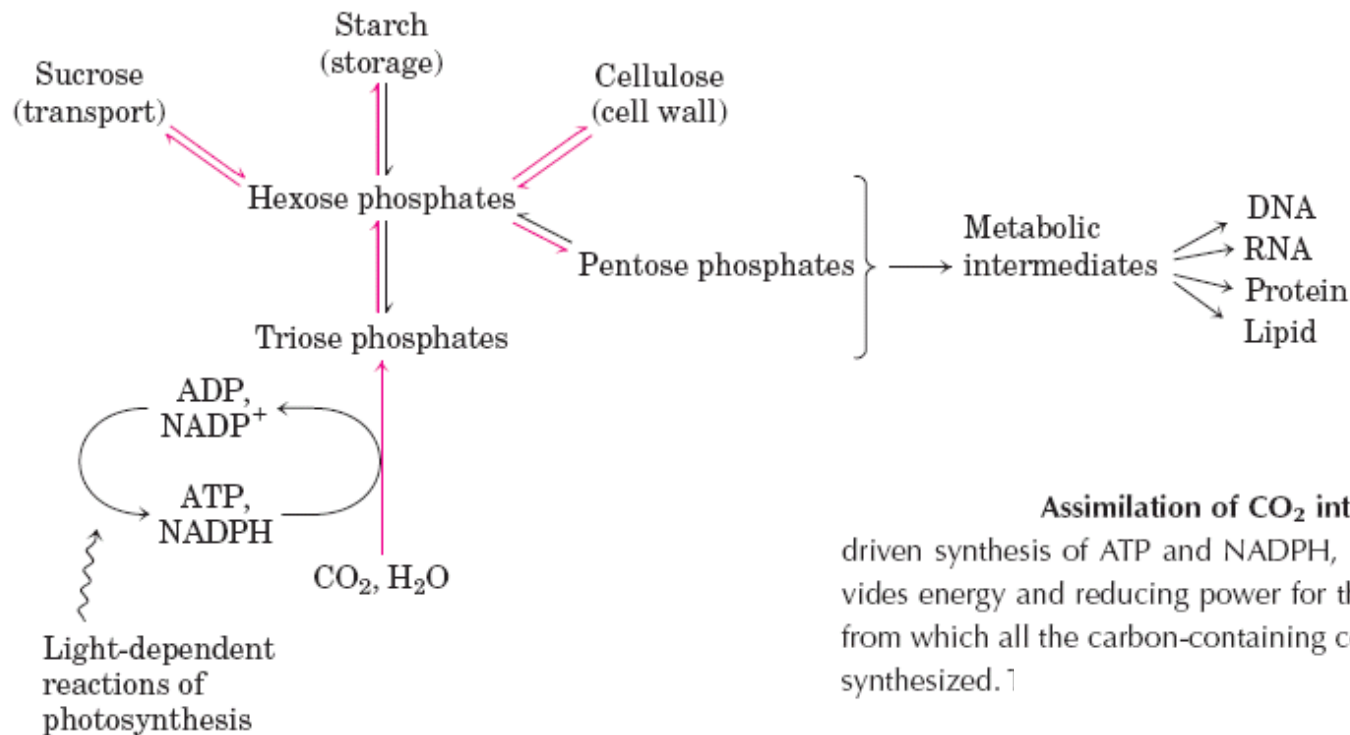
Cyklický vs. necyklický tok elektronů

- Necyklický tok elektronů, oba fotosystémy, tvorba NADPH i gradientu pH
- Cyklický tok elektronů, pouze P_I, elektrony z ferredoxinu se přenesou na cytochrom b/f a plastochinon a regenerují systém, dochází ke tvorbě gradientu pH

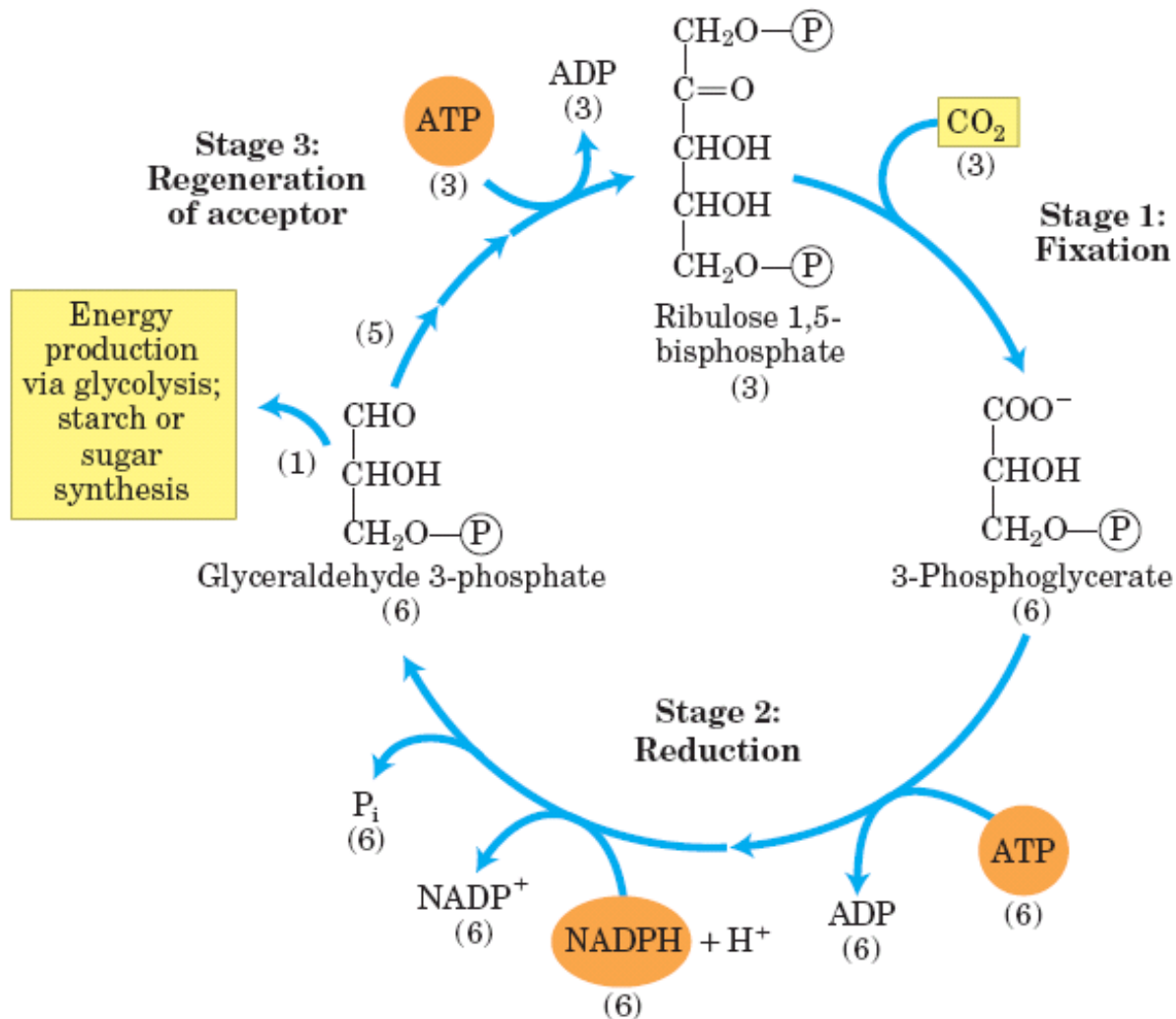


Comparison of the topology of proton movement and ATP synthase orientation in the membranes of mitochondria, chloroplasts, and the bacterium *E. coli*. In each case, orientation of the proton gradient relative to ATP synthase activity is the same.

Assimilation of CO_2 – Calvin cycle



Assimilation of CO_2 into biomass in plants. The light-driven synthesis of ATP and NADPH, provides energy and reducing power for the fixation of CO_2 into trioses, from which all the carbon-containing compounds of the plant cell are synthesized. 1



The three stages of CO_2 assimilation in photosynthetic organisms. Stoichiometries of three key intermediates (numbers in parentheses) reveal the fate of carbon atoms entering and leaving the cycle. As shown here, three CO_2 are fixed for the net synthesis of one molecule of glyceraldehyde 3-phosphate. This cycle is the photosynthetic carbon reduction cycle, or the Calvin cycle.

sumární rovnice

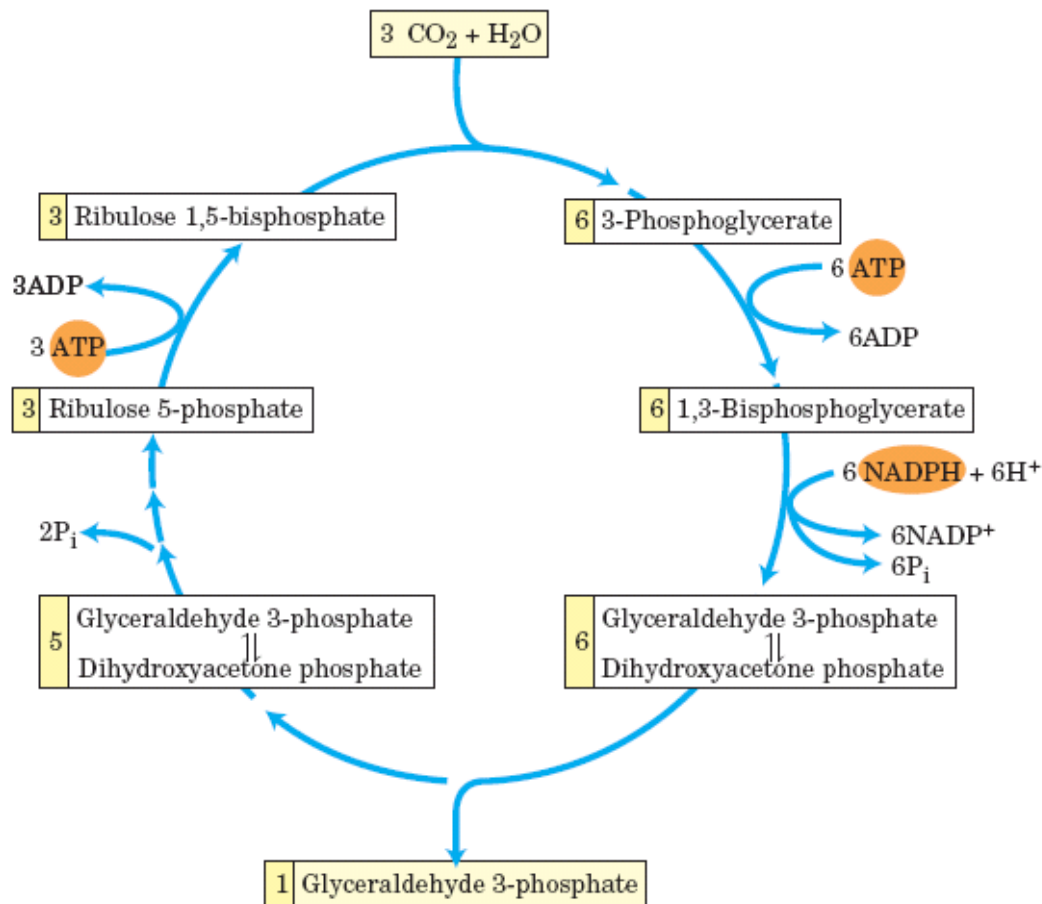
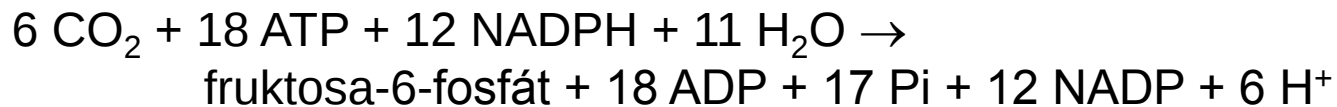
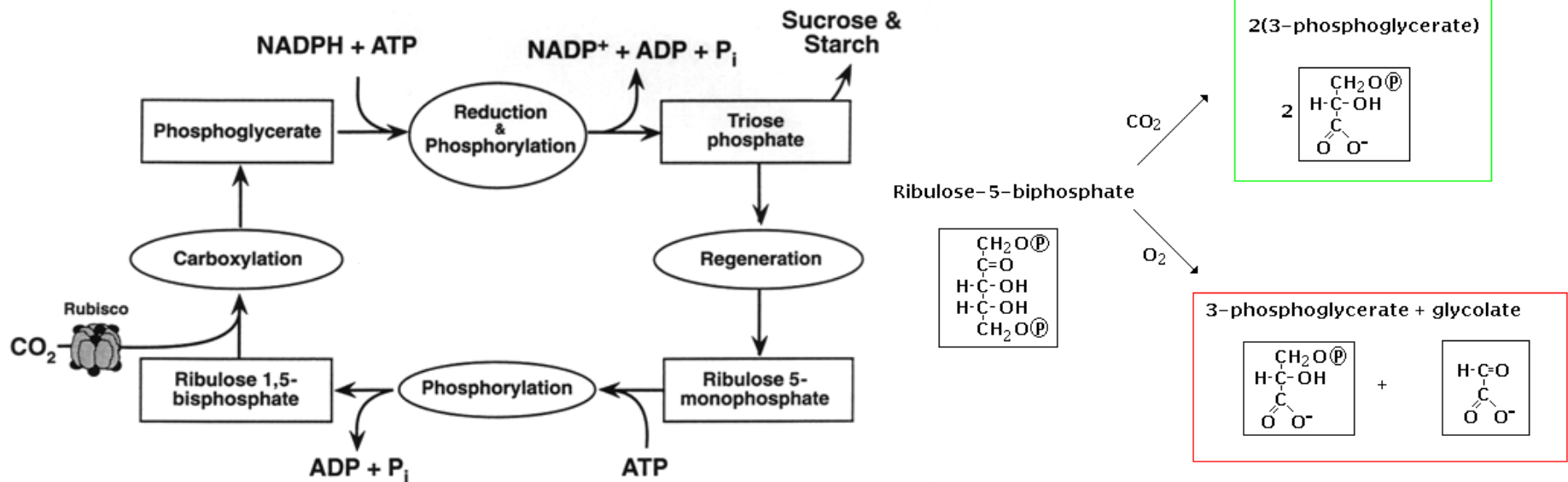


FIGURE 20-14 Stoichiometry of CO₂ assimilation in the Calvin cycle. For every three CO₂ molecules fixed, one molecule of triose phosphate (glyceraldehyde 3-phosphate) is produced and nine ATP and six NADPH are consumed.

Calvinův cyklus – syntéza sacharidů

- **enzym RUBISCO** = ribulosa-1,5-bisfosfát karboxylasa-oxygenasa
- katalyzuje karboxylaci ribulosa-1,5-bisfosfátu v temné fázi, vznikají dvě molekuly 3-fosfoglycerátu, v přítomnosti kyslíku dochází k fotorespiraci (oxygenace) a vzniku 3-fosfoglycerátu a glykolátu
- tvoří více **než polovinu rozpustných proteinů v listech rostlin**, tvořen 8 velkými a 8 malými podjednotkami



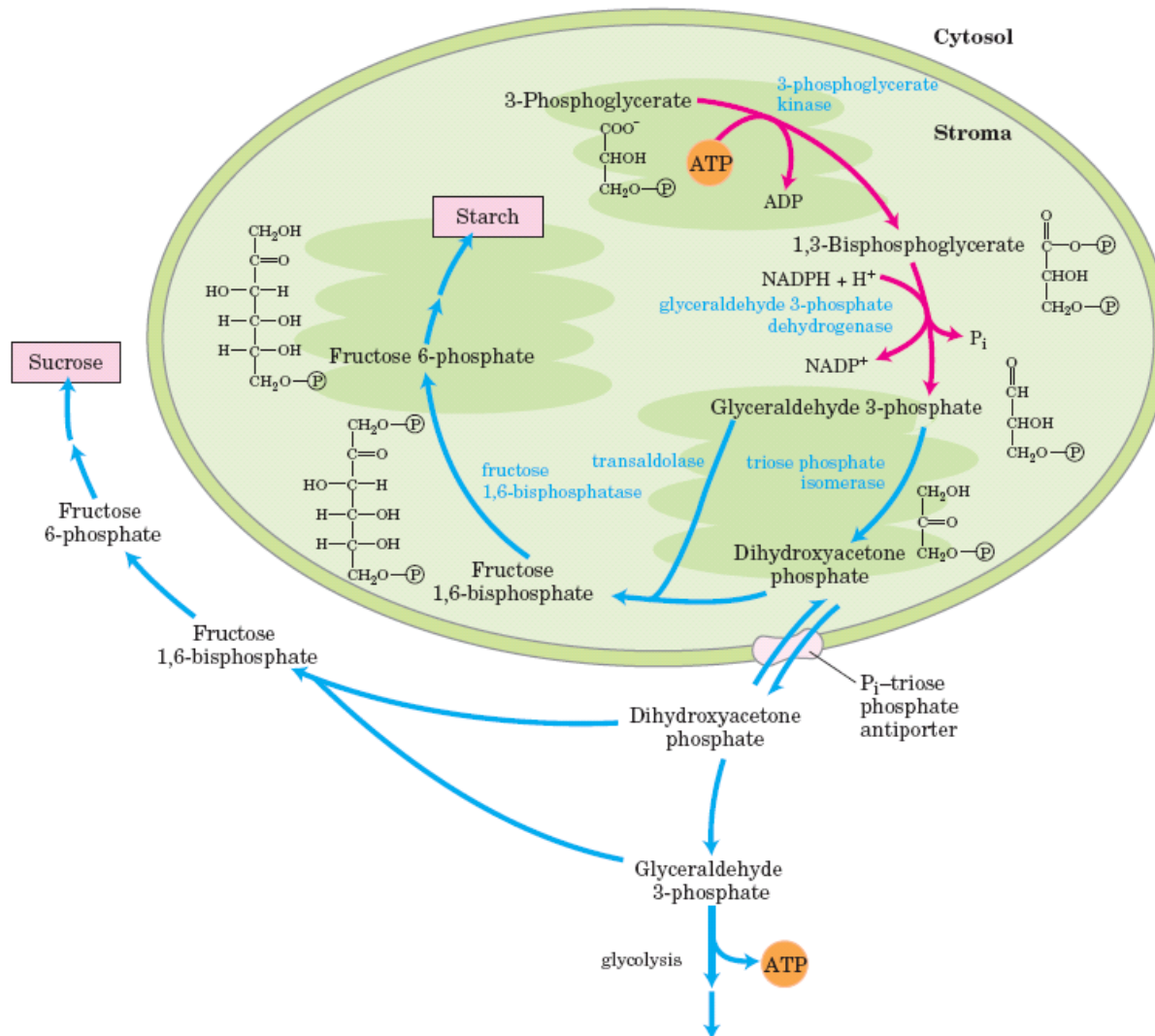
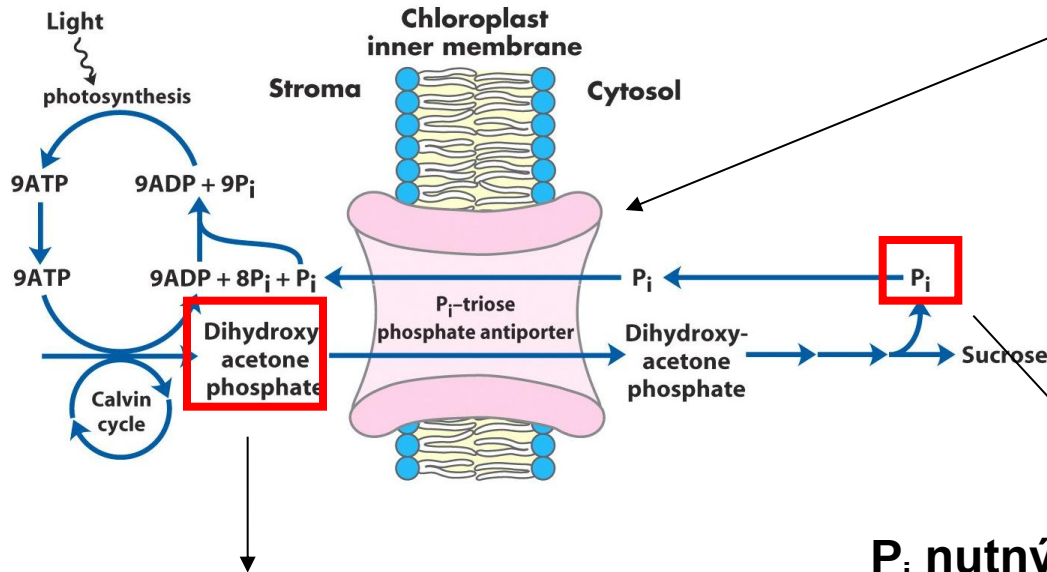


FIGURE 20-9 Second stage of CO₂ assimilation. 3-Phosphoglycerate is converted to glyceraldehyde 3-phosphate (red arrows). Also shown are the alternative fates of the fixed carbon of glyceraldehyde 3-phosphate (blue arrows). Most of the glyceraldehyde 3-phosphate is recycled to ribulose 1,5-bisphosphate as shown in Figure 20-10. A small fraction of the “extra” glyceraldehyde 3-phosphate may be used immediately as a source of energy, but most is converted to sucrose for transport or is stored in the chloroplast as starch. In the latter case,

glyceraldehyde 3-phosphate condenses with dihydroxyacetone phosphate in the stroma to form fructose 1,6-bisphosphate, a precursor of starch. In other situations the glyceraldehyde 3-phosphate is converted to dihydroxyacetone phosphate, which leaves the chloroplast via a specific transporter (see Fig. 20-15) and, in the cytosol, can be degraded glycolytically to provide energy or used to form fructose 6-phosphate and hence sucrose.

System pro transport prekursorů biosynthesy cukrů do cytosolu a současně transport fosfátu nutného pro fotofosforylaci do stromatu

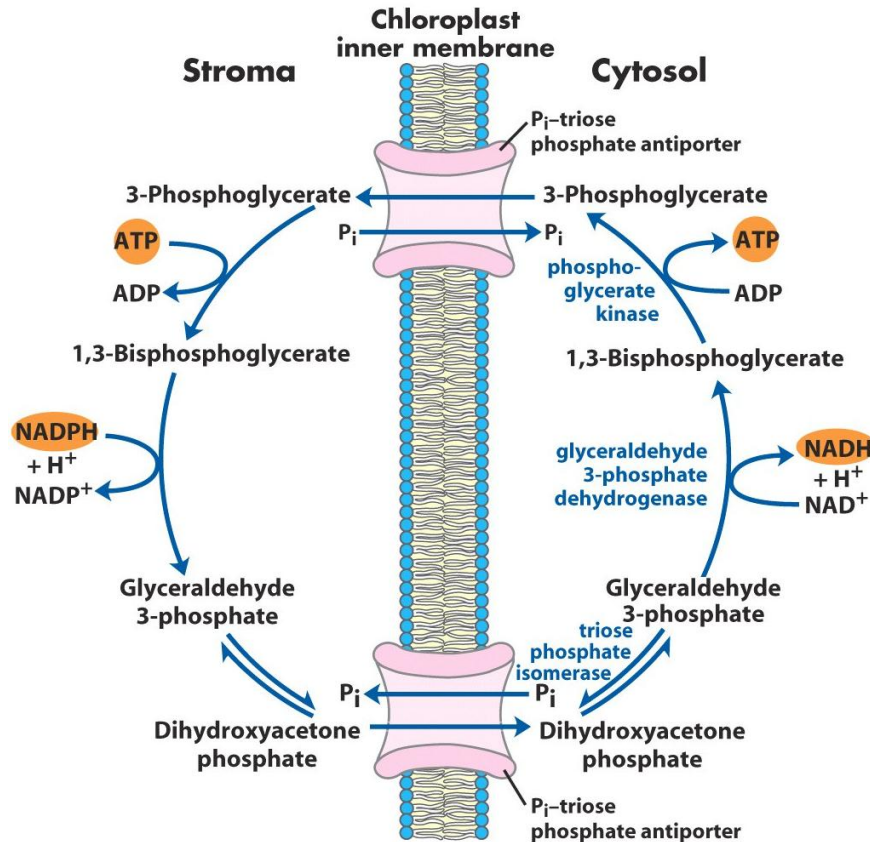


Produkt asimilace CO₂ přechází do cytosolu, kde slouží k syntese sacharosy.

Obsahuje specifický antiporter pro výměnný transport jednoho P_i a jednoho triosa fosfátu. (dihydroxyaceton fosfát či 3-fosfoglycerát)

P_i nutný pro fotofosforylaci přechází do stromatu.

Role P_i – triosa fosfátového antiporteru v transportu ATP a redukčních ekvivalentů



V cytosolu jsou ATP a redukční síla nezbytné pro různé syntetické a jiné energii vyžadující procesy.

ATP ani NADPH nemohou přecházet přes membránu.

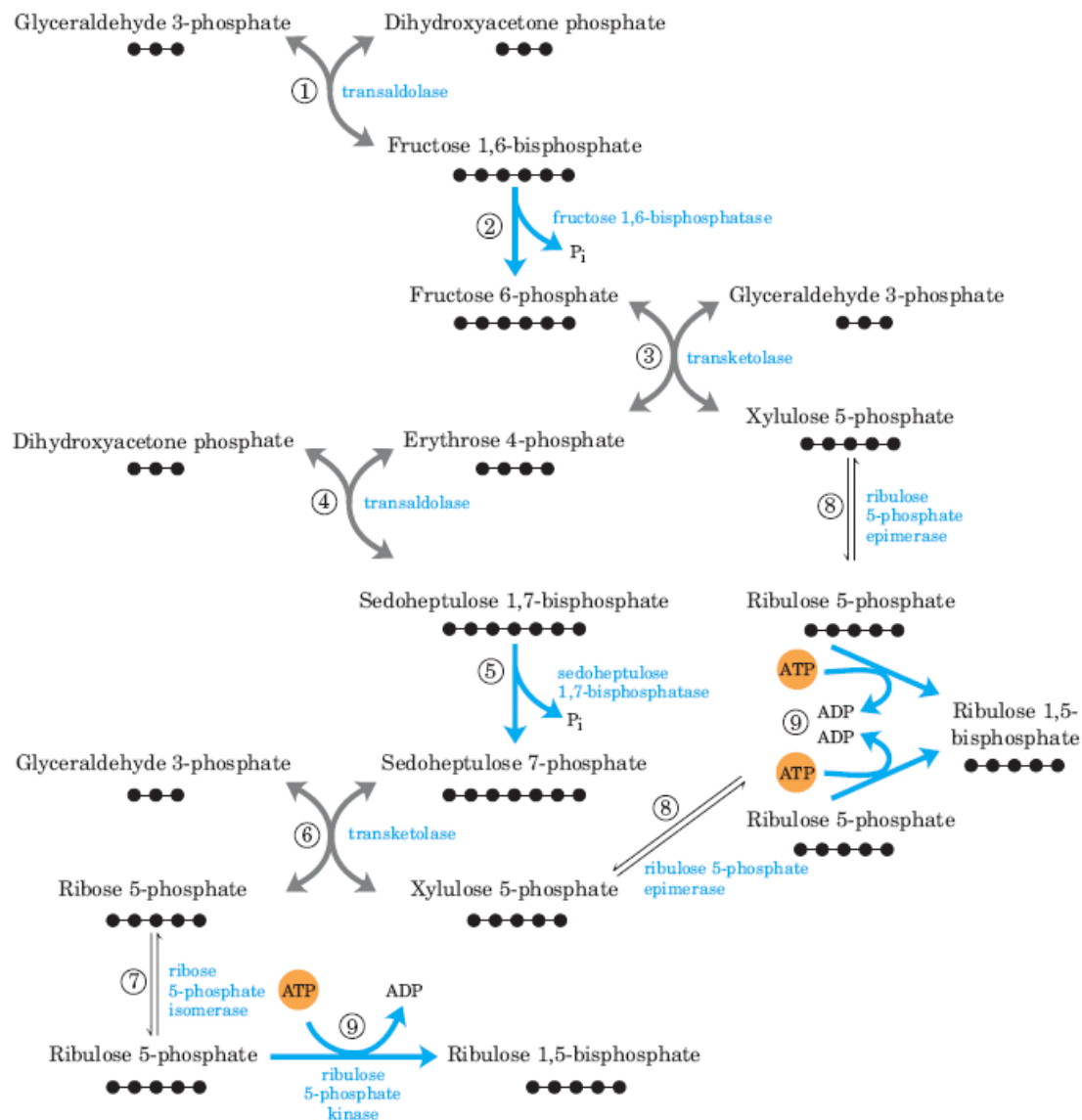
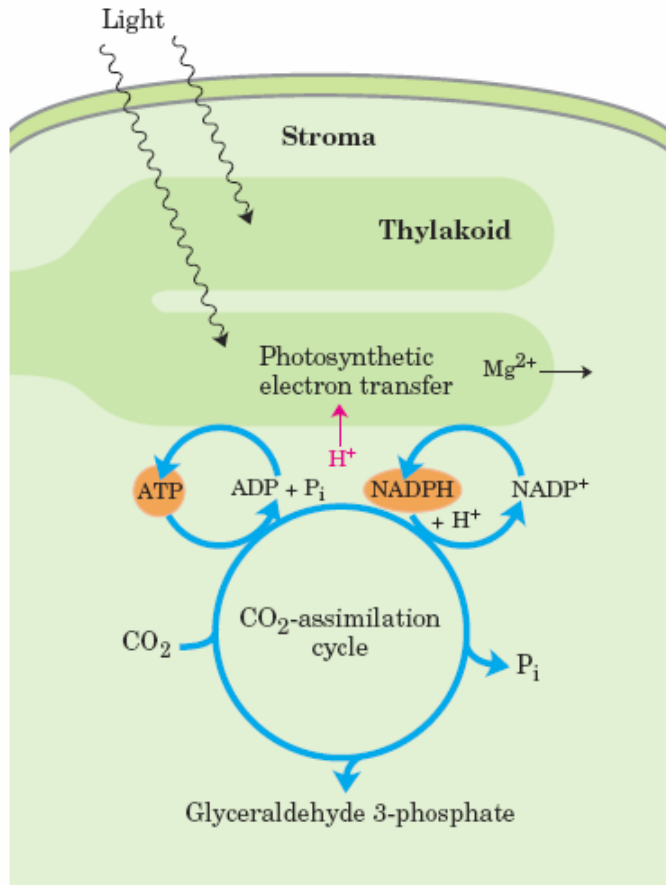


FIGURE 20-10 Third stage of CO₂ assimilation. This schematic diagram shows the interconversions of triose phosphates and pentose phosphates. Black dots represent the number of carbons in each compound. The starting materials are glyceraldehyde 3-phosphate and dihydroxyacetone phosphate. Reactions catalyzed by transaldolase (① and ④) and transketolase (③ and ⑥) produce pentose phosphates that are converted to ribulose 1,5-bisphosphate—ribulose

5-phosphate by ribose 5-phosphate isomerase (⑦) and xylulose 5-phosphate by ribulose 5-phosphate epimerase (⑧). In step ⑨, ribulose 5-phosphate is phosphorylated, regenerating ribulose 1,5-bisphosphate. The steps with blue arrows are exergonic and make the whole process irreversible: steps ② fructose 1,6-bisphosphatase, ⑤ sedoheptulose bisphosphatase, and ⑨ ribulose 5-phosphate kinase.

Aktivace enzymů Calvinova cyklu světlem



Při osvětlení chloroplastů stoupá koncentrace ATP a NADPH ve stromatu

Současně stoupne pH stromatu ze 7 na 8 (transport H^+ do thylakoidů)

2-3násobně stoupne koncentrace Mg^{2+} iontů ve stromatu

-> některé enzymy včetně RUBISCO jsou aktivnější při vyšším pH a vyšší koncentraci hořečnatých iontů

Fotoaktivace enzymů

- Světlem řízená redukce disulfidových můstků v katalytickém místě enzymu prostřednictvím **THIOREDOXINU**
- Ribulosa-5-fosfát kinasa, fruktosa-1,6-bisfosfatasa, sedoheptulosa-1,7-bisfosfatasa a glyceraldehyd-3-fosfát dehydrogenasa

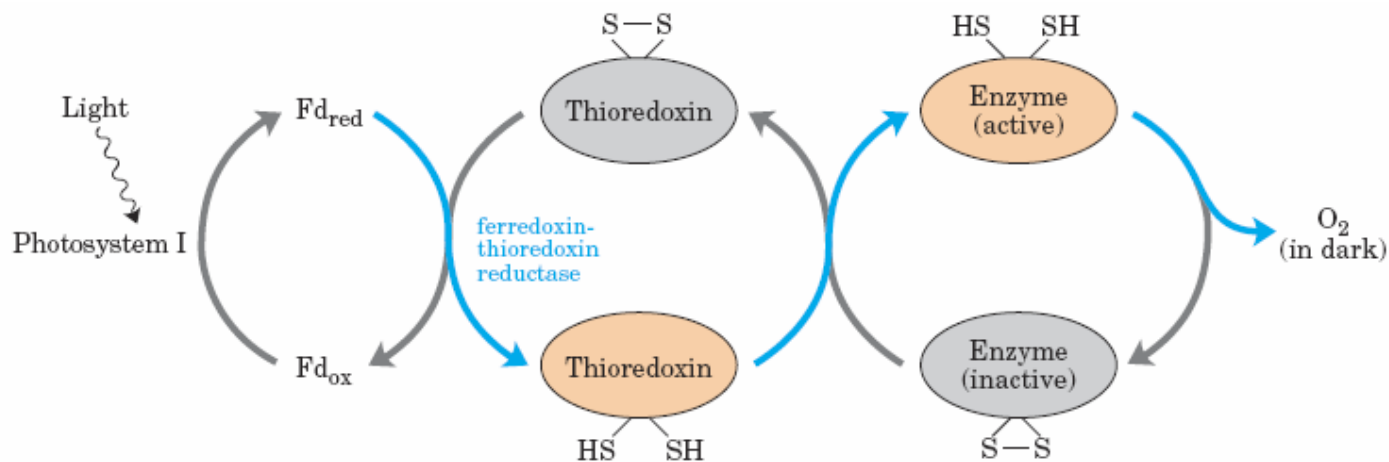
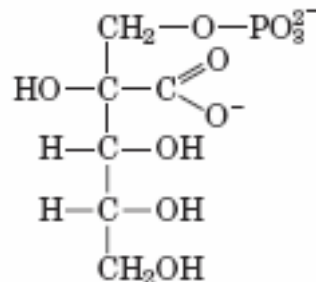


FIGURE 20-19 Light activation of several enzymes of the Calvin cycle. The light activation is mediated by thioredoxin, a small, disulfide-containing protein. In the light, thioredoxin is reduced by electrons moving from photosystem I through ferredoxin (Fd) (blue arrows), then thioredoxin reduces critical disulfide bonds in each

of the enzymes sedoheptulose 1,7-bisphosphatase, fructose 1,6-bisphosphatase, ribulose 5-phosphate kinase, and glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase, activating these enzymes. In the dark, the —SH groups undergo reoxidation to disulfides, inactivating the enzymes.

Regulace RUBISCO

- Regulace ionty – již zmíněná koncentrace Mg^{2+} a pH – RUBISCO má vysoké pH optimum
- Specifická aktivasa – RUBISCO je neaktivní, dokud nedojde ke karbamoylaci na specifickém Lys zbytku – ribulosa-1,5-bisfosfát se naváže do aktivního místa RUBISCO a znemožní tak přístup k onomu důležitému Lys zbytku – aktivasa umí za spotřeby ATP vytěsnit ten ribulosa-1,5-bisfosfát a dojde k neenzymové karbamoylaci pomocí CO_2
- „Noční inhibitor“ – 2-karboxyarabinitol-1-fosfát – produkován ve tmě některými rostlinami – strukturní analog meziprojektu, rozložen po osvětlení nebo vytěsněn aktivasou
- Regulace samozřejmě též koncentrací substrátu, ATP/ADP, NADH/NAD



2-Carboxyarabinitol 1-phosphate

Fotorespirace – oxygenasová reakce RUBISCO

- RUBISCO není absolutně specifické pro CO_2 jako substrát, může přijmout i O_2
- poměr karboxylace a oxygenace závisí na poměru koncentrací CO_2 a O_2 , běžně při 25°C je pouze 20% fotorespirace, při vyšších teplotách tento podíl stoupá $\Rightarrow$ nevýhoda organismů žijících trvale v horkém podnebí
- navíc v horku je zapotřebí ochrana proti vysychání – póry se uzavírají a zásoba CO_2 se rychle vyčerpá
- C_3 rostliny - obvyklé rostliny, nemají žádné systémy pro zvyšování koncentrace CO_2
- C_4 rostliny - obvykle pocházejí z horkých oblastí, vyvinuly si systém fixace CO_2 , aby nedocházelo k oxygenační reakci (prostorové oddělení zachycení CO_2 a jeho fixace enzymem RUBISCO)
 - vzniká 4-uhlíkatá molekula (oxalacetát) v buňkách na povrchu listů, přenášen do blízkosti buněk, kde probíhá Calvinův cyklus, tam opět uvolněn CO_2 , regenerace tříuhlíkaté molekuly za spotřeby energie
 - výhodné pouze při vyšších teplotách, při nižších jsou energetické nároky příliš vysoké
- CAM rostliny - časové oddělení zachycení a fixace
 - v noci otvírají póry a fixují CO_2 na oxalacetát, ten je redukován na malát a uschován
 - ve dne se póry uzavřou, CO_2 uvolněn jablečným enzymem

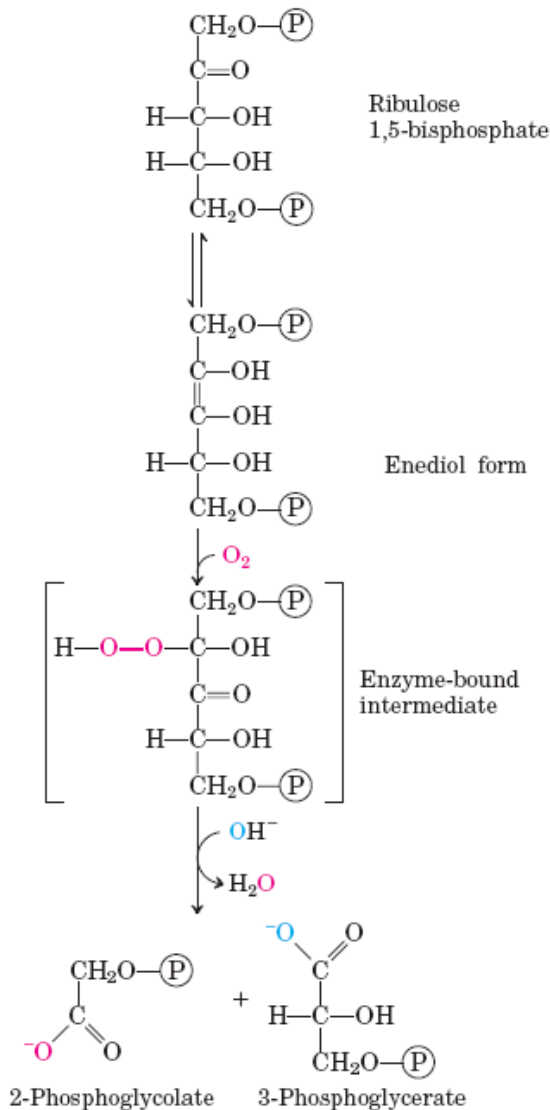


FIGURE 20-20 Oxygenase activity of rubisco. Rubisco can incorporate O_2 rather than CO_2 into ribulose 1,5-bisphosphate. The unstable intermediate thus formed splits into 2-phosphoglycolate (recycled as described in Fig. 20-21) and 3-phosphoglycerate, which can reenter the Calvin cycle.

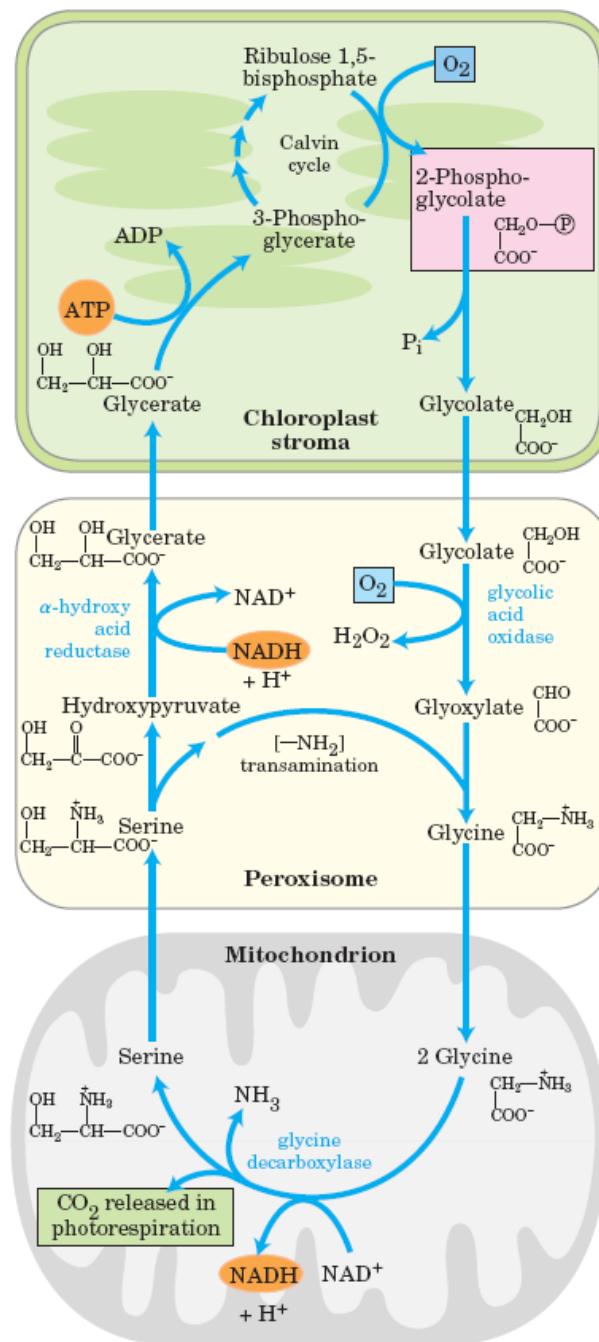


FIGURE 20-21 Glycolate pathway. This pathway, which salvages 2-phosphoglycolate (shaded pink) by its conversion to serine and eventually 3-phosphoglycerate, involves three cellular compartments. Glycolate formed by dephosphorylation of 2-phosphoglycolate in chloroplasts is oxidized to glyoxylate in peroxisomes and then transaminated to glycine. In mitochondria, two glycine molecules condense to form serine and the CO_2 released during photorespiration (shaded green). This reaction is catalyzed by glycine decarboxylase, an enzyme present at very high levels in the mitochondria of C_3 plants (see text). The serine is converted to hydroxypyruvate and then to glycerate in peroxisomes; glycerate reenters the chloroplasts to be phosphorylated, rejoining the Calvin cycle. Oxygen (shaded blue) is consumed at two steps during photorespiration.

Asimilace oxidu uhličitého u C4 rostlin

