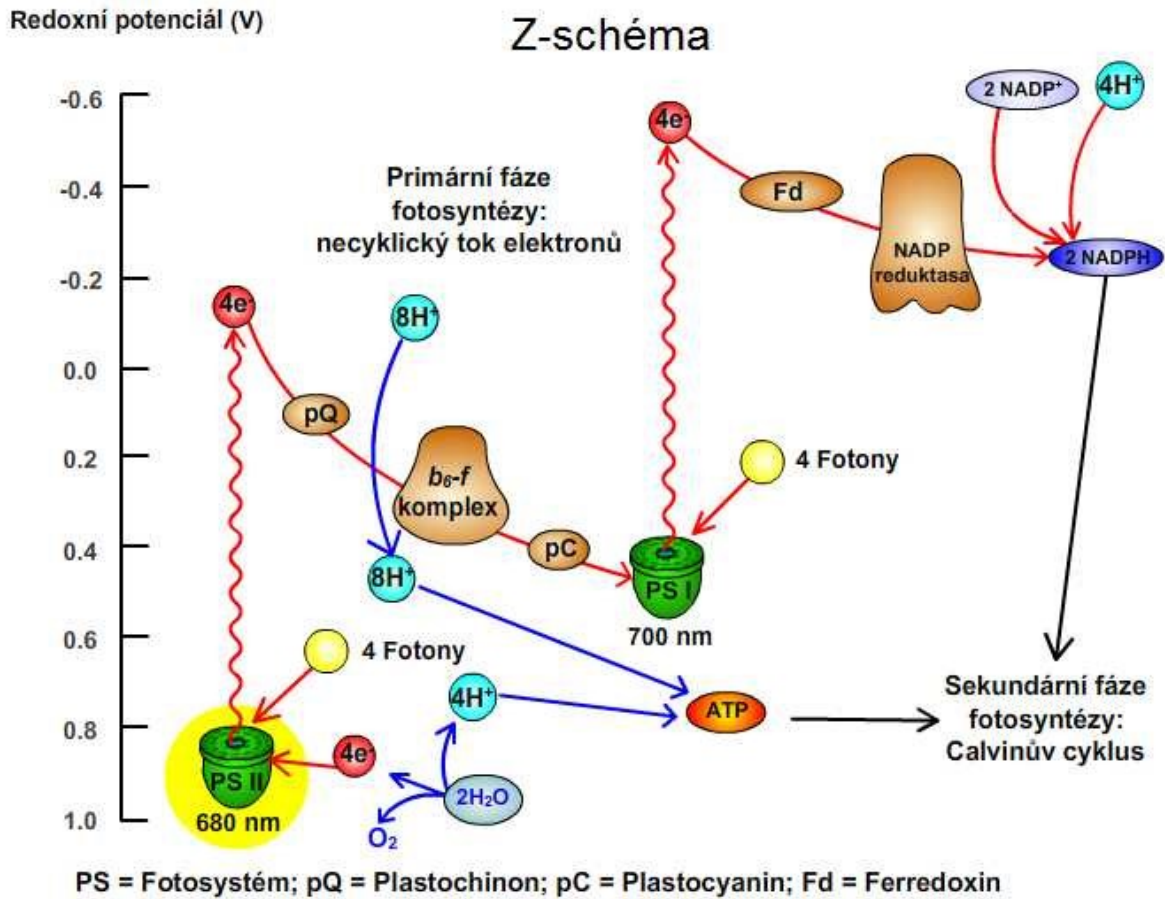


Fotosyntéza



Milada Teplá

KUDCH, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy,

Praha 2020

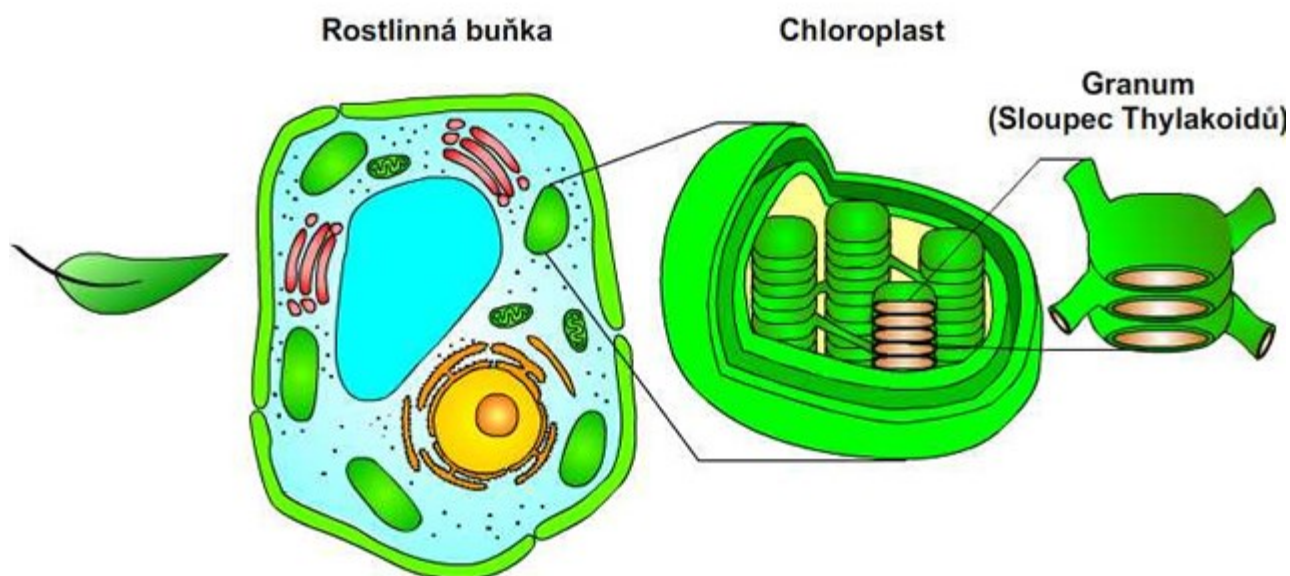
1. Úvod

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 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) a **sekundární děj** (fixace uhlíku – Calvinův cyklus).

Sumární reakce fotosyntézy: $6 \text{ CO}_2 + 12 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{ O}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O}$

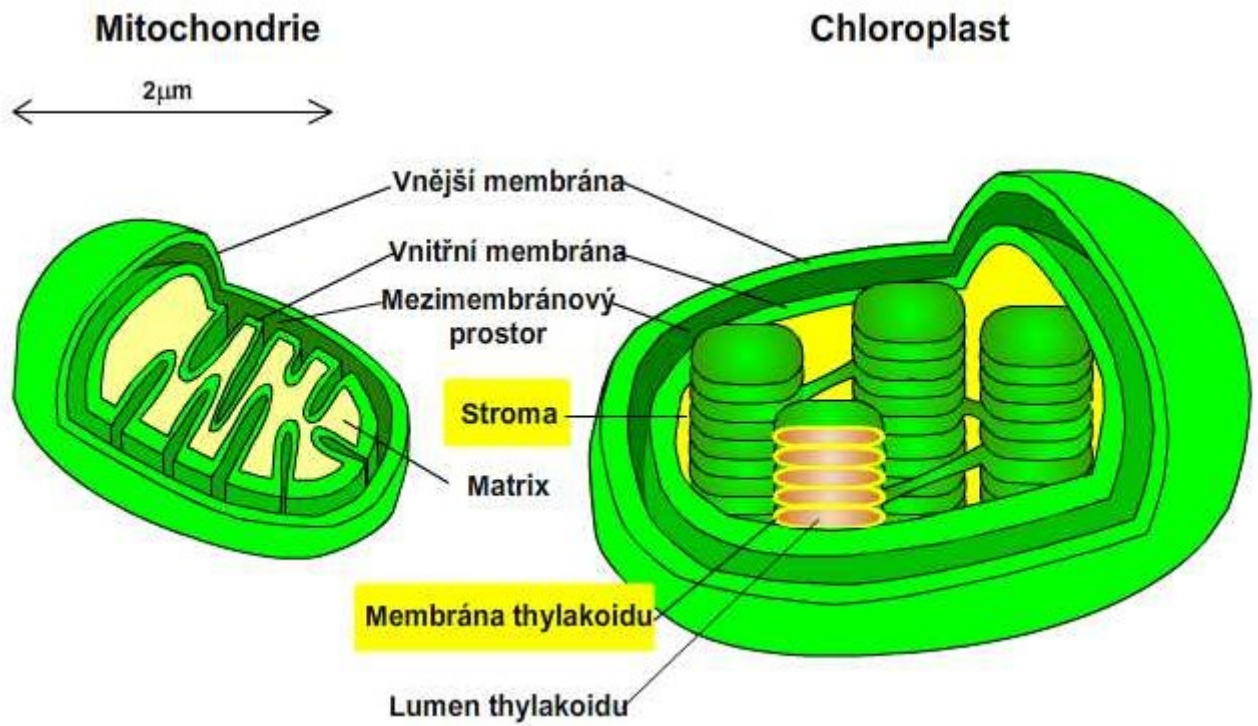
1.1. Lokalizace fotosyntetických dějů v buňce, struktura chloroplastu

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 (viz animace „[Průřez listem](#)“).



Obr. 1: Průřez listem.

Chloroplasty jsou orgány 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 orgány, tzn., že obsahuje svoji vlastní DNA. Primární děj fotosyntézy probíhá především v thylakoidní membráně. Sekundární děj fotosyntézy se odehrává ve stromatu chloroplastu (viz animace „[Složení chloroplastu a mitochondrie](#)“).



Obr. 2: Složení mitochondrie a chloroplastu.

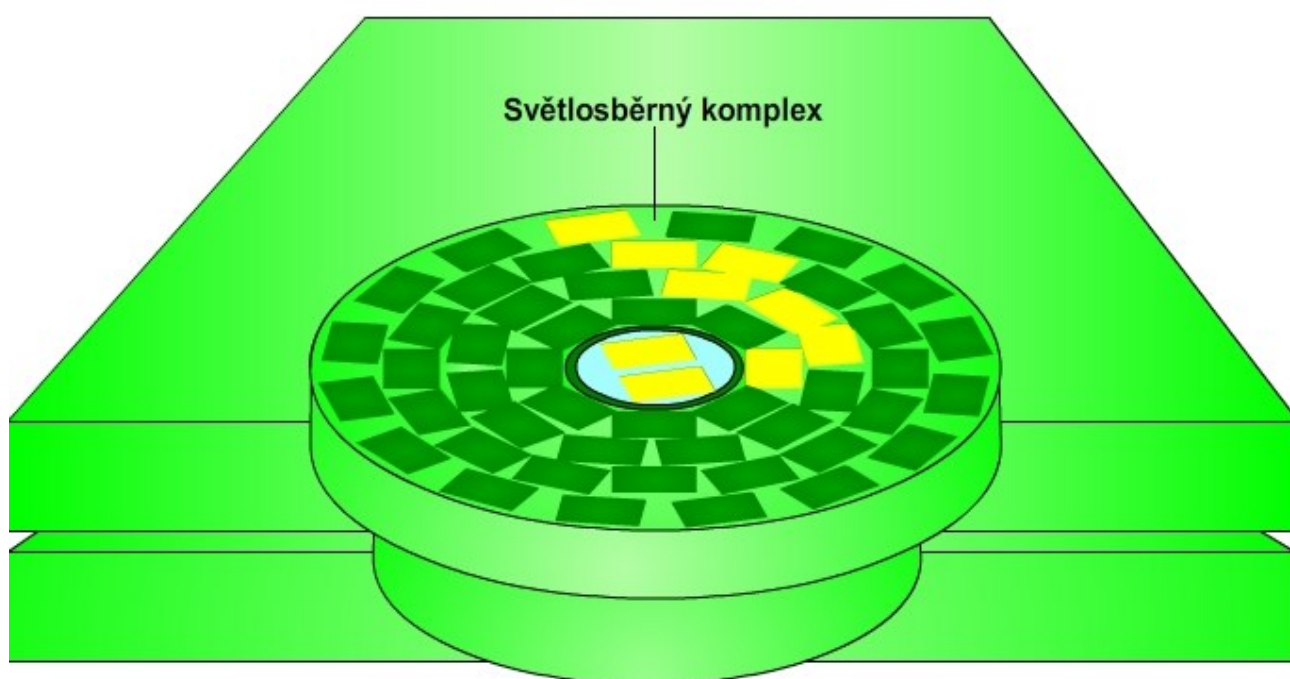
2. Primární fáze fotosyntézy

2.1. Jakou funkci mají fotosyntetické pigmenty ve fotosyntéze?

Fotosyntéza je pochod poháněný světlem (energií fotonu). Chloroplasty obsahují rostlinné pigmenty, které mají mnoho konjugovaných dvojných vazeb. Takovéto molekuly silně pohlcují viditelné světlo. Hlavní rostlinný pigment je chlorofyl. Chlorofyly lze řadit mezi cyklické tetrapyroly (porfyriny) s komplexně navázaným hořečnatým iontem. Na pyrolové jádro je vázán zbytek alkoholu fytolu (C_{20}), který jim uděluje hydrofobní povahu (viz obr. „[Vzorec chlorofylu a, b](#)“).

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 (viz obr. „[Vzorec karotenu a luteinu](#)“).

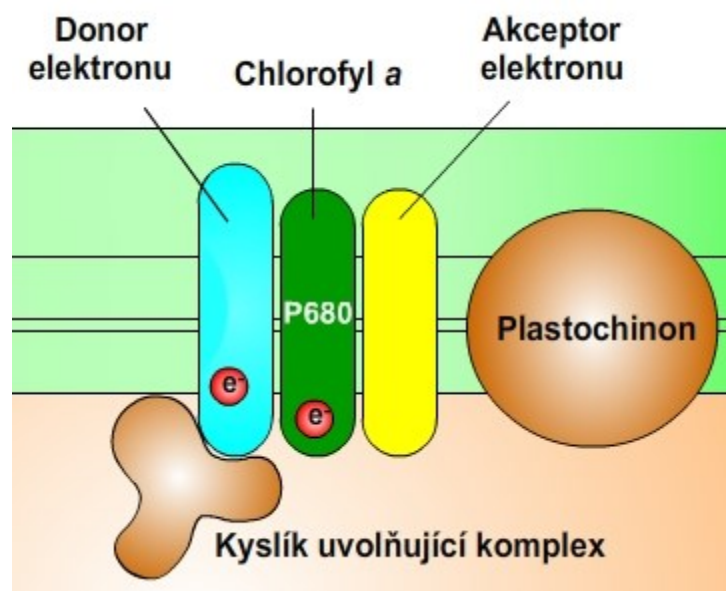
Primární fotosyntetická reakce probíhá ve fotosyntetických reakčních centrech, které jsou lokalizovány v thylakoidní membráně. Reakční centrum je součástí fotosystému I i II a obsahuje speciální pár molekul chlorofylu *a*. Pouze chlorofyl *a* v reakčním centru je schopen se oxidovat, tj. je schopen přeměnit 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 (viz animace „[Rostlinné pigmenty](#)“).



Obr. 3: Světlosběrný komplex.

2.2. Jak molekula chlorofylu v reakčním centru zachycuje světelnou energii?

Reakční centrum fotosystému je proteinový komplex, který v sobě váže speciální pár molekul chlorofylu *a*. Chlorofyl *a* v reakčním centru PS II se označuje P₆₈₀, 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 komplex naváže dvě molekuly vody a usnadňuje vznik kyslíku tím, že postupně odjímá elektrony a protony. Protony 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. Kyslík se uvolňuje do ovzduší (viz animace „[Reakční centrum fotosystému II](#)“).



Obr. 4: Reakční centrum fotosystému II.

2.3. Jak se elektron z reakčního centra fotosystému II přenesou na NADP-reduktasu?

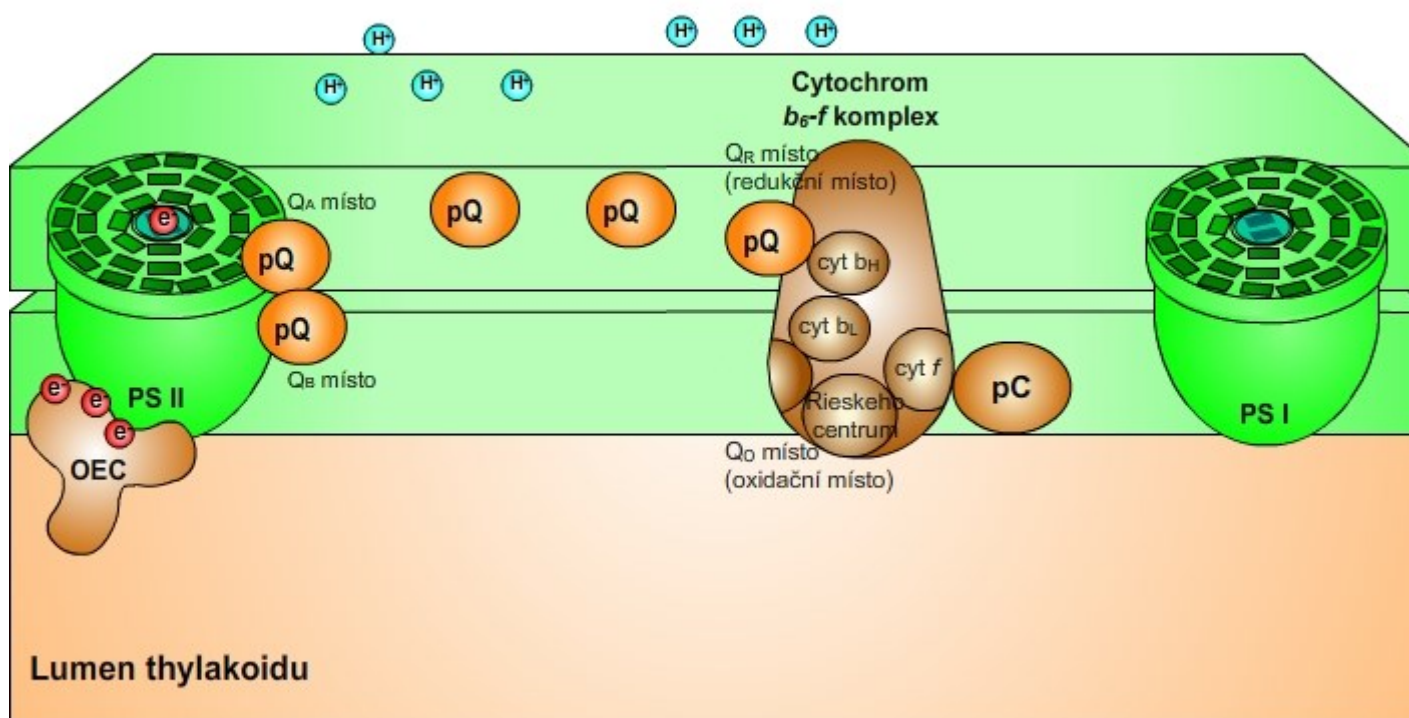
Oxygenní fotosyntéza probíhá na třech komplexech (cytochrom *b₆-f* komplex, PS I and II), které prostupují thylakoidní membránou. Mezi těmito komplexy přenášejí elektrony pohyblivé přenašeče: **plastochinony** (pQ) a **plastocyanin** (pC).

Elektron z feofytinu je přenášen na molekulu plastochinonu (pQ), která je pevně vázána na PS II v Q_A místě. Plastochinon v Q_A místě se chová jako jednoelektronový akceptor. Elektron je přenášen na další molekulu pQ, která je slabě vázána na PS II v Q_B místě. Plastochinon v Q_B místě se chová jako dvouelektronový akceptor. Úplná redukce pQ na plastochinol (pQH₂)

vyžaduje vazbu dvou elektronů a dvou protonů. Zredukováná molekula pQH₂ se uvolní z PS II a pohybuje se thylakoidní membránou až do oxidačního místa (Q_O místo) cytochrom *b*₆-*f*komplexu. Jiná molekula oxidovaného pQ se váže do Q_B místa PS II, proces se opakuje. Molekula pQH₂ v Q_O místě je oxidována cytochrom *b*₆-*f*komplexem. Jeden z elektronů přechází na Rieskeho centrum (Fe₂S₂), druhý elektron přechází na cytochrom *b*_L. Elektron z Rieskeho centra přechází na cytochrom *f*, z něhož přechází na malý protein zvaný plastocyanin (pC). Plastocyanin (pC) předává elektrony z cytochromu *f* na fotosystém I (PS I). Elektron z cytochromu *b*_L je přenesen na cytochrom *b*_H a následně na jinou oxidovanou molekulu pQ, která je vázána v redukčním místě (Q_R místo). Oxidovaná molekula pQ je uvolněna z Q_O místa a je nahrazena redukovanou molekulou pQH₂. Další molekula oxidovaného pQ se váže do Q_B místa PS II. Redukovaná molekula pQH₂ je oxidována cytochrom *b*₆-*f*komplexem v oxidačním místě (Q_O místo). pQH₂ je následně uvolněna z Q_R místa a váže se do Q_O místa. Jiná molekula oxidovaného pQ se váže do redukčního místa (Q_R místa). Procesy se opakují. Při tomto přenosu se na jeden elektron, který projde cytochrom *b*₆-*f*komplexem, zároveň přenesou dva protony ze stromatu do lumen thylakoidu. Tento mechanismus se nazývá "Q-cyklus".

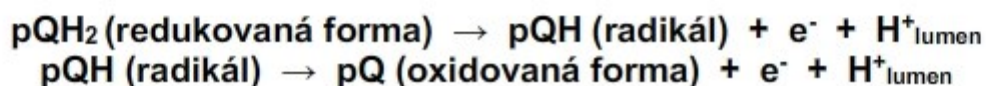
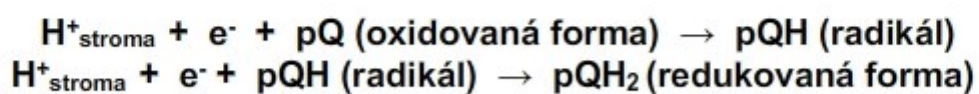
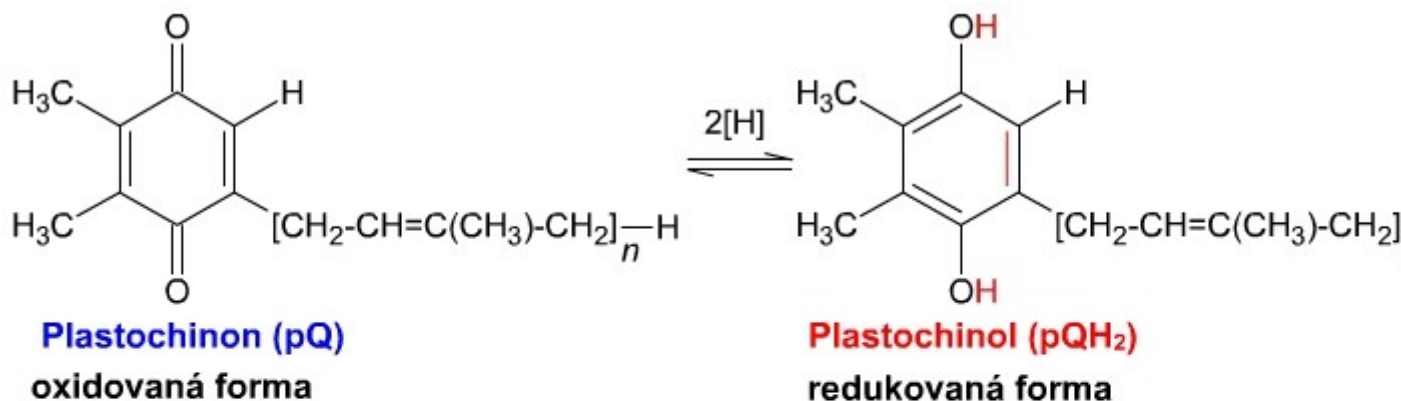
Protony a elektrony jsou přenášeny skrze oxidačně-redukční smyčku zvanou Q-cyklus (viz animace „[Od plastochinonu k plastocyaninu](#)“).

Od plastochinonu k plastocyaninu



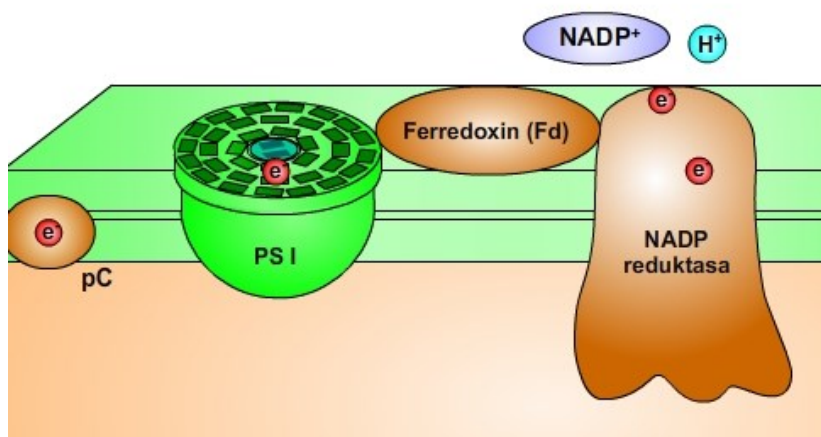
pQ = plastochinon; pQH₂ = plastochinol; pQH = semichinon, radikálová forma
 cyt = cytochrom; OEC = Kyslík uvolňující komplex; pC = plastocyanin; PS = fotosystém

Obr. 5: Od plastochinonu k plastocyaninu – přenos elektronů mezi PS II a PS I.



Obr. 6: Q-cyklus.

Fotony v PS I pohlcuje molekula chlorofylu *a* s absorpčním maximem při vlnové délce 700 nm (P700). Uvolněná energie je využita pro excitaci elektronu z molekuly chlorofylu *a*. 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 *b₆-f* komplexu a vrací se do svého původního stavu. Elektron z ferredoxinu přechází na enzym zvaný NADP-reduktasa, kde dochází k redukcí koenzymu NADP⁺ na NADPH



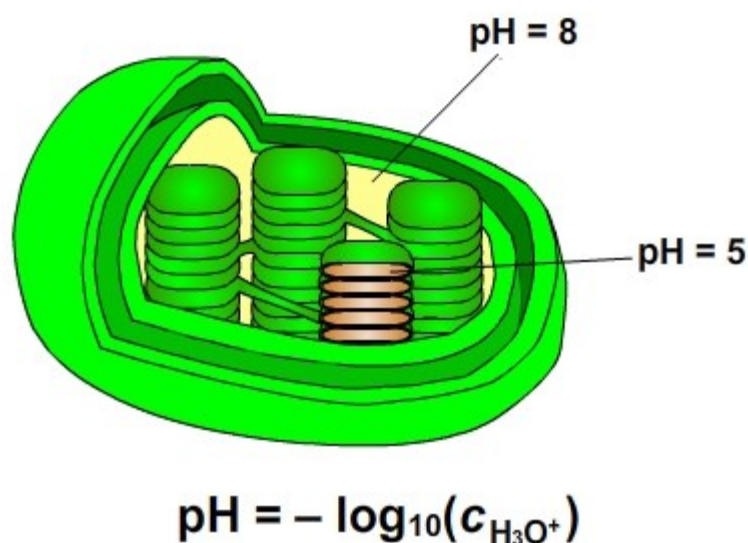
Obr. 7: Fotosystem I a NADP-reduktasa.

Viz animace:

1. [nikotinamidadeninukleotidfosfát](#)
2. [NADP⁺ na NADPH](#)
3. [Fotosystém I a NADP-reduktasa](#)

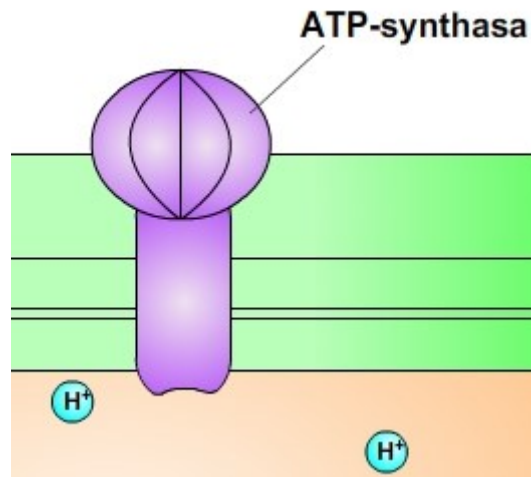
2.4. Jak se tvoří ATP?

V průběhu fotosyntézy se vytváří elektrochemický protonový gradient. 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 NADPH ([redukce NADP⁺](#)). 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 ($\text{pH}_{\text{lumen}} = 5$, $\text{pH}_{\text{stroma}} = 8$), viz animace „[pH rozdíl](#)“.



Obr. 8: pH rozdíl.

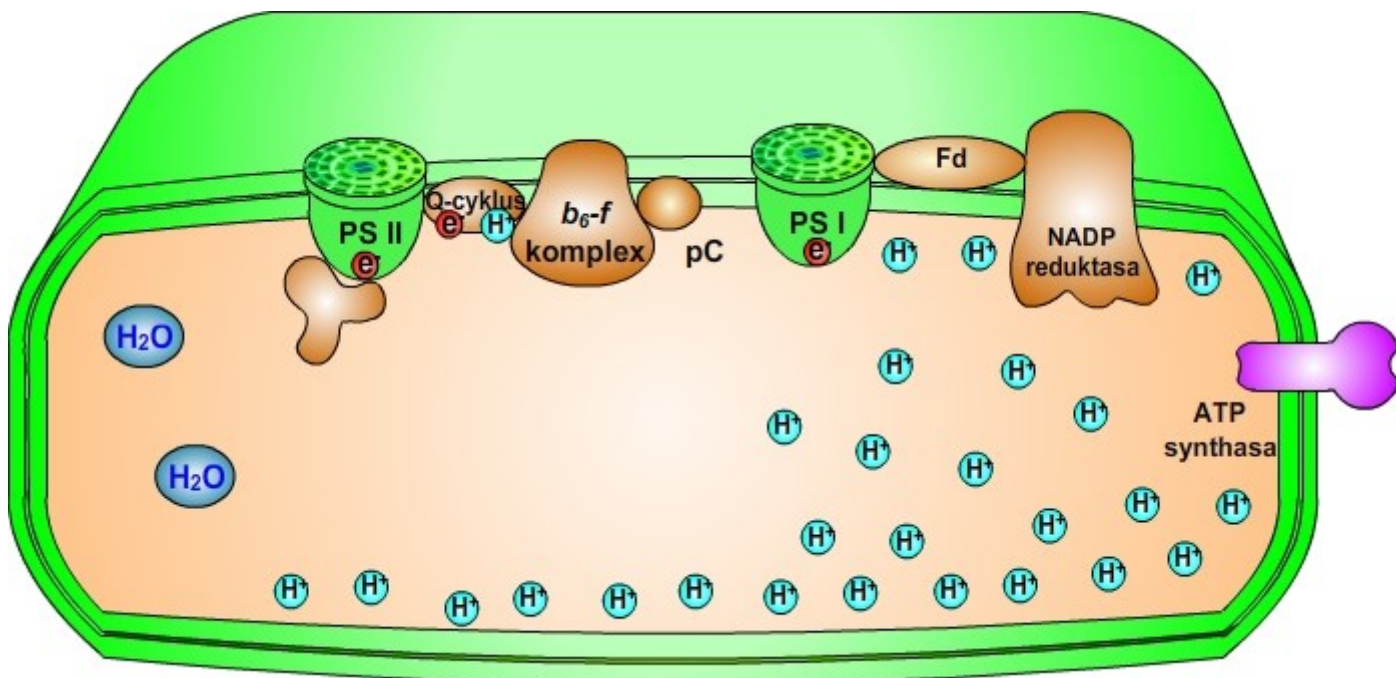
Energie uložená v rozdílu koncentrací protonů na obou stranách membrány se využívá k syntéze ATP ([adenosintrifosfát](#)) prostřednictvím ATP-synthasy. Při přechodu protonů zpět do stromatu vzniká energie, která pohání syntézu ATP (adenosintrifosfát) z ADP ([adenosindifosfát](#)) a anorganického fosfátu 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 (viz animace „[ATP-synthasa](#)“).



Obr. 9: ATP-synthasa.

2.5. Primární děj fotosyntézy – schéma

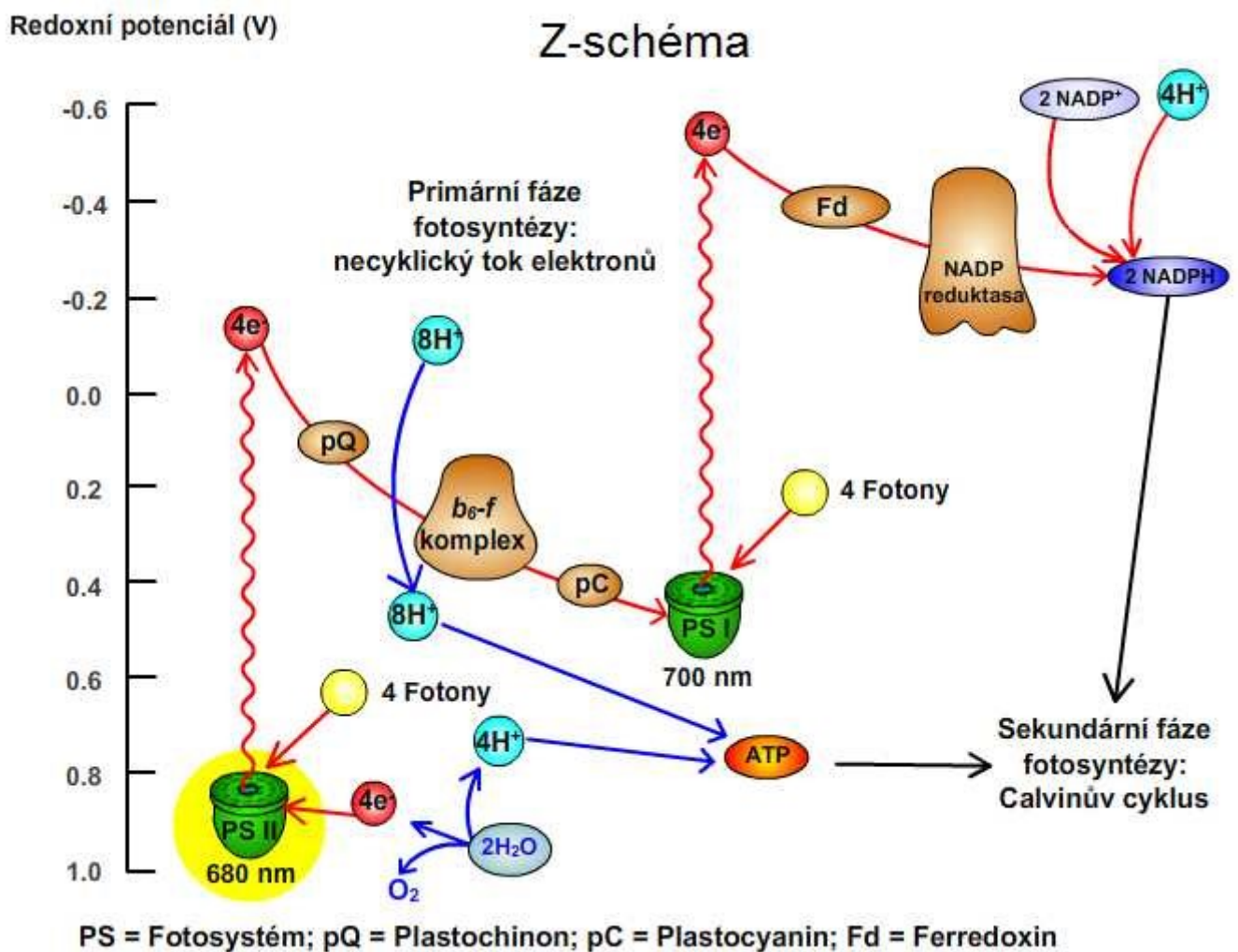
U rostlin dochází k fotochemickým reakcím ve dvou reakčních center patřících PS I a PS II, která pracují v sérii. Z excitovaného PS II se vymrští elektron, který prochází řadou přenašečů až na PS I. Elektron, který se vymrští z excitovaného PS I, přechází na ferredoxin. Posléze redukuje NADP^+ na NADPH. Energie uložená v rozdílu koncentrací protonů na obou stranách membrány 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 (viz animace „[Primární fáze fotosyntézy](#)“).



Obr. 10: Primární fáze fotosyntézy (PS- fotosystém, Fd - ferredoxin, pC - plastocyanin).

2.6. Jak se mění redoxní potenciál v závislosti na průběhu fotosyntézy?

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 (viz animace „[Z-schéma](#)“).

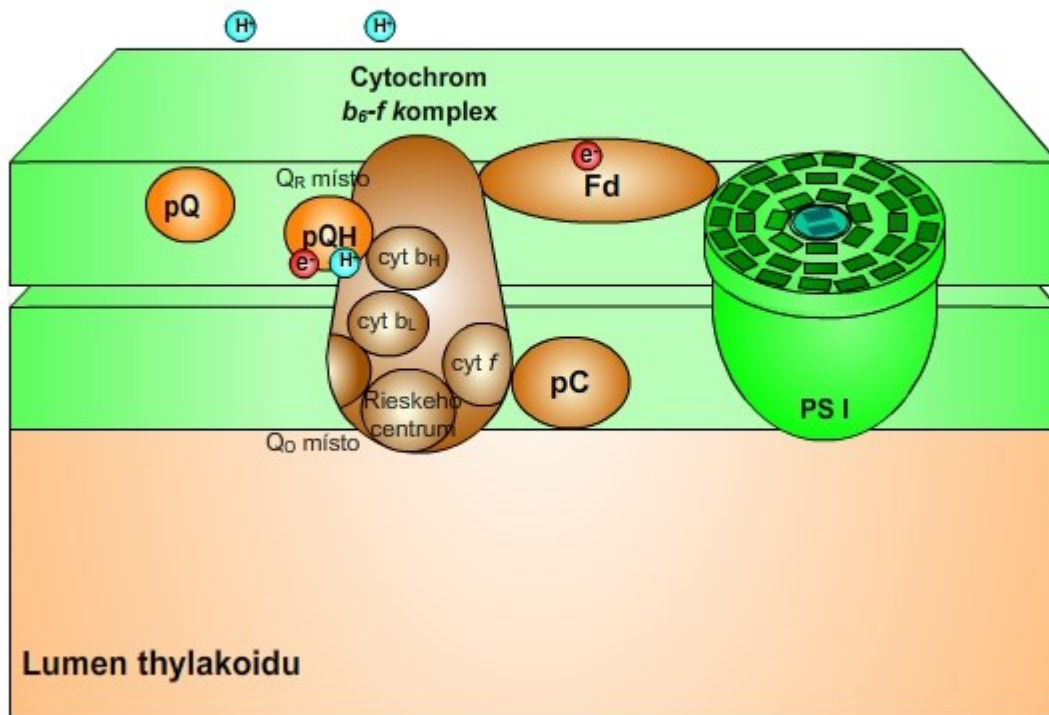


Obr. 11: Schéma redoxních potenciálů.

2.7. 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 při cyklickém toku nevzniká, neboť elektrony, které jsou nutné k redukcí NADP^+ na NADPH , se vrací zpět na cytochrom b_6-f komplex (viz animace „[Cyklický tok elektronů](#)“).

Cyklický tok elektronů



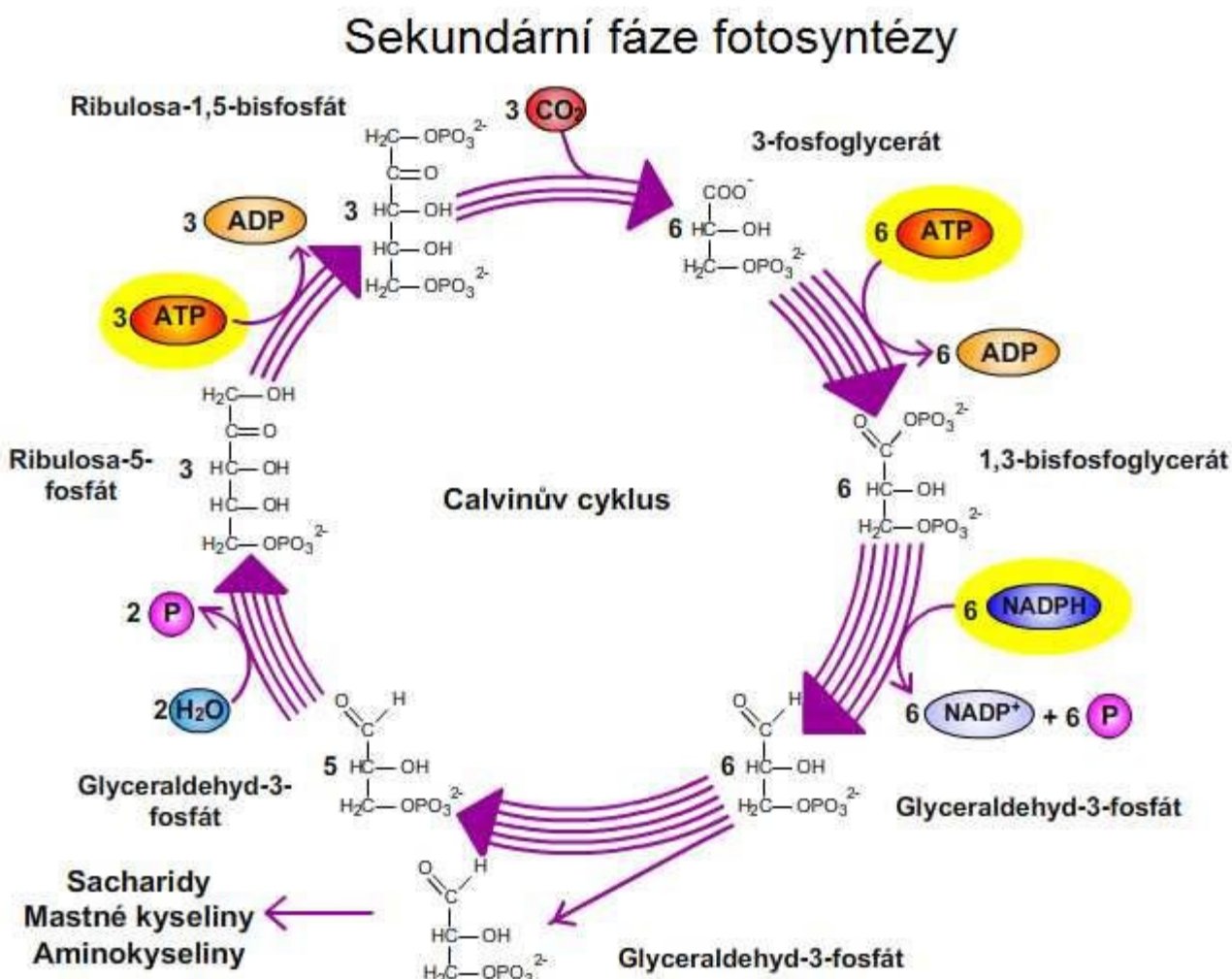
pQ = plastochinon; pQH₂ = plastochinol; pQH = semichinon, radikálová forma
cyt = cytochrom; Fd = ferredoxin; pC = plastocyanin; PS = fotosystém

Obr. 12: Cyklický tok elektronů.

3. Sekundární fáze fotosyntézy

3.1. K čemu dochází v Calvinově cyklu a kde reakce Calvinova cyklu probíhají?

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 *ribulosabisfosfátkarboxylasa (RuBisCO)*. V Calvinově cyklu vzniká glycerinaldehyd-3-fosfát, který se metabolickými drahami přeměňuje na sacharidy a jiné organické látky (viz animace „[Sekundární fáze fotosyntézy](#)“).

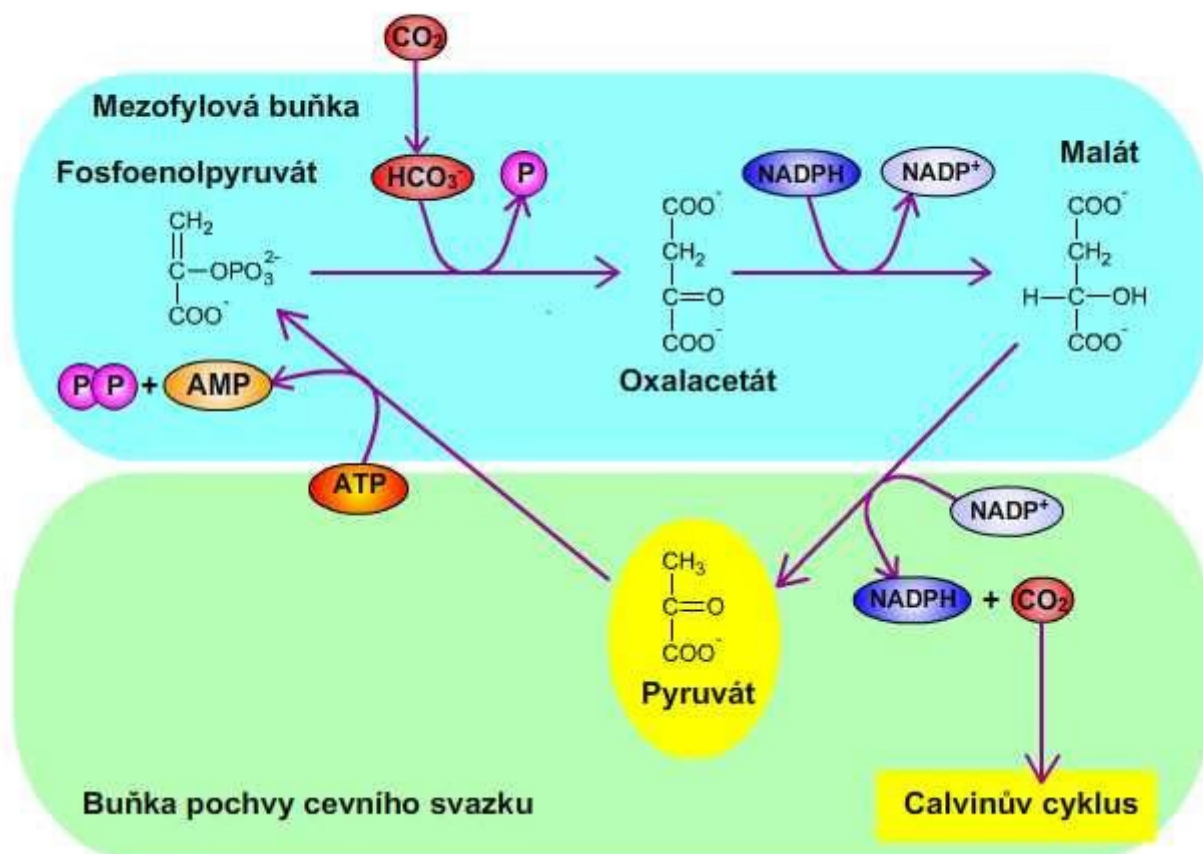


Obr. 13: Calvinův cyklus.

3.2. Fotorespirace a C4 rostliny






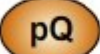



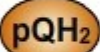




Rostliny nemusí kyslík pouze produkovat, ale mohou ho (vedle mitochondriálního dýchání) vázat místo CO₂. Jedná se o tzv. **fotorespiraci**, která omezuje rychlost rostlin. Některé druhy rostlin koncentrují CO₂ ve fotosyntetizujících buňkách, čímž se omezí ztráty vzniklé fotorespirací. Jedná se o tzv. 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 fosfoenolpyruvátem 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 (viz animace „[Fotorespirace a C4 rostliny](#)“).

Fotorespirace a C4 rostliny



Obr. 14: C4 rostliny.

4. Seznam zkratek

	Adenosindifosfát		Fotosystém
	Adenosinmonofosfát		Plastocyanin
	Adenosintrifosfát		Plastochinon
	Ferredoxin		Radikální forma pQ
	Anorganický fosfát (P_i)		Plastochinol
	Molekula chlorofylu <i>a</i> v reakčním centru PS II (P680) a PS I (P700)		
	Nikotinamidadeninukleotidfosfát		
	NADP ⁺ je oxidovaná forma NADPH		
	Kyslík uvolňující komplex (oxygen-evolving complex)		

Obr. 15: Seznam zkratek.

5. Použitá literatura

1. Alberts, B.; Bray, D.; Hopkin, K.; Johnson, A.; Lewis, N.; Raff, M.; Roberts, K.; Walter, P. *Essential Cell Biology: An Introduction to Molecular Biology of the Cell*; Garland Publishing, Inc.: New York, 1998; pp 840–855.
2. Raghavendra, A. S. *Photosynthesis: A Comprehensive Treatise*; Cambridge University Press: United Kingdom, 2000; pp 87–104.
3. Heldt, H. W.; Piechulla, B. *Plant Biochemistry*, 4th ed.; Elsevier: United States of America, 2011; pp 65–109.
4. Voet, D. J.; Voet, J. G. *Biochemistry*, 4th ed.; John Wiley & Sons, Inc.: United States of America, 2011; pp 901–939.