

Ördögné Dr. Kolbert Zsuzsanna

## A növények fotoszintézise

Segédlet a BSc záróvizsgára való felkészüléshez

Jelen tananyag a Szegedi Tudományegyetemen  
készült az Európai Unió támogatásával.

Projekt azonosító: EFOP-3.4.3-16-2016-00014

# A növények fotoszintézise

Segédlet a Bsc záróvizgára való felkészüléshez

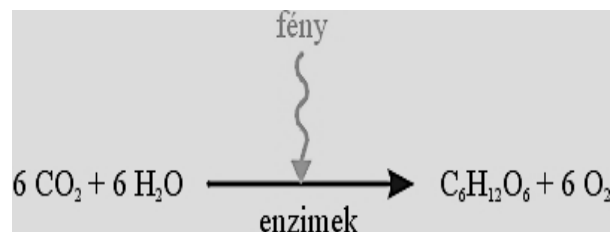
Készítette: Ördögné Dr. Kolbert Zsuzsanna

SZTE, 2020

Záróvizsgatétel címe: **A növények fotoszintézise**. A fotoszintézis lényege, jelentősége, főbb szakaszai. A kloroplasztisz felépítése, fotoszintetikus pigmentek. A fotoszintetikus elektrontranszport Z-sémája. A szén-dioxid fixálásának C3-as és C4-es útjai.

A felkészüléshez ajánlott „**A Növények Élete**” jegyzet 1.3. Fejezet „Fotoszintézis” tanulmányozása is. Elérhetőség: <http://eta.bibl.u-szeged.hu/2309/>.

A fotoautotróf életmódú zöld növények képesek a fény energia hasznosítására és egyszerű, szerves anyagokból összetett szerves vegyületek előállítására, azaz fotoszintézist folytatnak



# A fotoszintézis lényege, jelentősége, főbb szakaszai

**Fotoszintézis fogalma**= fényenergia hasznosítása (*foto-*) egyszerű, szerves anyagból (szén-dioxid, CO<sub>2</sub>), összetett, szerves vegyületek (szénhidrátok) előállítására (*-szintézis*).

**Jelentőség 1:** szerves anyagok termelése a heterotróf életformák számára

**Jelentőség 2:** a légkör oxigén (O<sub>2</sub>) tartalmának kialakítása révén az aerob életformák kialakulásának felelővé tétele (első oxigéntermelő fotoszintézis folytató cianobaktériumok 2,7 milliárd évvel ezelőtti megjelenése → oxigéndús légkör kialakítása)

**Jelentőség 3:** a légkör CO<sub>2</sub> szintjének a befolyásolása (évszakos fluktuáció a CO<sub>2</sub> szintben)

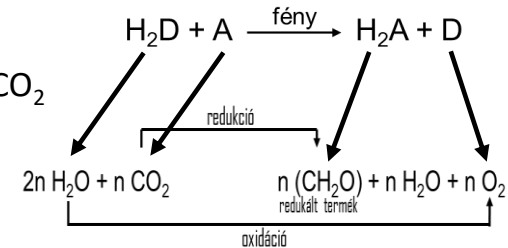
Fotoszintézisre képes organizmusok	Oxigén-termelő fotoszintézis
Zöld- és bíborbaktériumok	nem
Kékbaktériumok (cianobaktériumok)	igen
Vörös- és barnamoszatok	igen
Zöldmoszatok	igen
Magasabbrendű növények	igen

**A fotoszintézis általános reakcióegyenlete:** redox reakció, mely során elektron (e<sup>-</sup>) átadás történik egy donorról (D) egy akceptorra (A), és az *elektrontranszfer*hez az energiát a fény szolgáltatja.

**Az oxigéntermelő fotoszintézis reakcióegyenlete:**

víz, mint elektron donor használata az elektron akceptor CO<sub>2</sub> redukálására.

A víz elektront ad le, így oxidálódik, és O<sub>2</sub> szabadul fel.



**Hill-reakció**= Az, hogy az izolált kloroplasztiszok megvilágítás mellett, mesterséges e<sup>-</sup> akceptorok jelenlétében oxigént termelnek bizonyítja, hogy a fotoszintetikus oxigéntermelés a szén-dioxid redukációjától független, vagyis a fotoszintézisnek *két szakasza* van.

**„fényszakasz”:** CO<sub>2</sub> redukció nélkül játszódik le, elektron akceptor a NADP<sup>+</sup>, az egyik végtermék a NADPH.

**„sötétszakasz”:** CO<sub>2</sub> redukció játszódik le, vagyis az elektron akceptor a CO<sub>2</sub>, végtermékek szénhidrátok.

# A kloroplasztisz felépítése, fotoszintetikus pigmentek

**Kloroplasztisz**= prokarióta eredetű, fotoszintézisért felelős sejtszervecske. Alapállománya a **sztróma** (benne: CO<sub>2</sub> redukciós enzimek, cirkuláris DNS, 70S riboszómák, keményítőszemcsék). Belsejében a **fotoszintetikus membránrendszer**, a **tilakoid**. A tilakoid membránok összetapadó részei a **gránumok**, melyek belsejében kialakuló üregrendszer a **lumen**. A tilakoid membránban integráns fehérjékhez kapcsolódva találhatóak meg a foton abszorpcióért felelős, konjugált kettős kötés rendszerrel bíró **fotoszintetikus pigmentek**, ún. **pigment-protein komplexek** formájában.

## Klorofillok (kl)

**Szerkezet:** 4 db pirrol gyűrű → porfirin váz, Mg atommal +ciklopentaton gyűrű +fitol (rögzítés)  
Kl *a* (metil csoport), Kl *b* (formil csoport)

**Abszorpció:** kék és vörös hullámhosszon, zöld fotonokat visszaverik (zöld színanyagok).

**Szerep:** P<sub>680</sub> és P<sub>700</sub> kl *a* fotokémiai reakciót katalizál, a többi kl *a* és a kl *b*-k a fényelnyelésben és gerjesztési energia átadásban szerepelnek.

## Karotinoidok

**Szerkezet:** 40 szénatomos poliizoprének, molekula végi α és β ionon gyűrűkkel

Két csoportjuk: *karotinok* (pl. β-karotin) és oxigént is tartalmazó *xantofillok* (pl. zeaxantin)

**Abszorpció:** kék tartományban, sárga színanyagok.

**Szerep:** gerjesztési energia továbbítása a klorofillok felé, fénykárosodás elleni védelem (ún. xantofill ciklus).

## PS II (2-es fotokémiai rendszer)

**Reakciócentrum:** benne P<sub>680</sub> kl *a* dimér

**Reguláló sapka:** a vízbontáshoz szükséges klorid ionokat biztosító fehérjék.

**Antennarendszer:** pigmentek+ fehérjék

## PS I (1-es fotokémiai rendszer)

**Reakciócentrum:** benne P<sub>700</sub> kl *a* dimér

**Plasztocianin- és ferredoxin-kötő fehérjék:** elektrosztatikus kölcsönhatással kötnek

**Antennarendszer:** pigmentek+ fehérjék

# Fényabszorpció és gerjesztődés, redox potenciál

Fény abszorpciókor a pigment molekula a foton teljes energiáját felveszi, és ennek a megnövekedett energiatartalomnak köszönhetően alapállapotból **gerjesztett állapotba** kerül.

Reakciócentrumokban: fotoszenzibilizált **elektrontranszfer** játszódik le. Csak a  $P_{680}$  és a  $P_{700}$  kl  $a$  tud elektrontranszfert (másnéven  **fotokémiai reakciót**) végrehajtani.

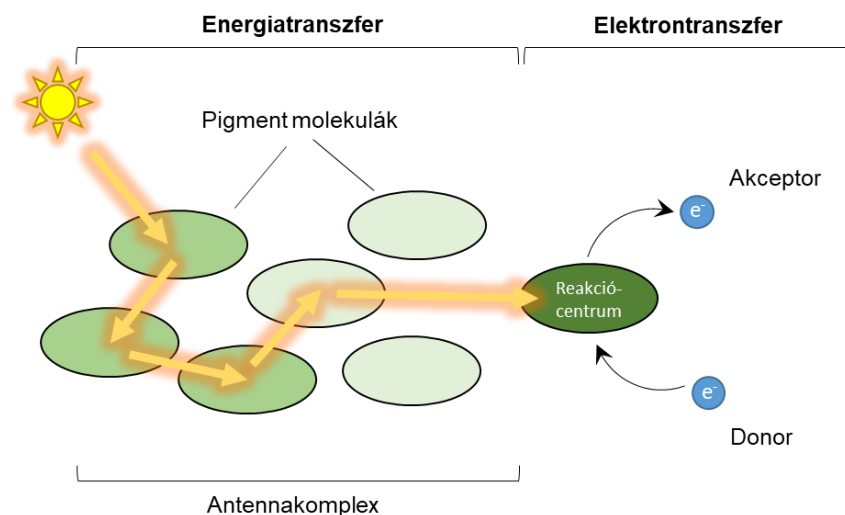
Fénybegyűjtő antennarendszerekben:

**energiatranszfer** játszódik le.

Transzfer iránya: a rövidebb hullámhosszon abszorbeáló pigment  $\rightarrow$  hosszabb hullámhosszon abszorbeáló pigment.

Karotinoidok  $\rightarrow$  kl  $b$ -k  $\rightarrow$  kl  $a$ -k  $\rightarrow P_{680}$  vagy  $P_{700}$  kl  $a$ .

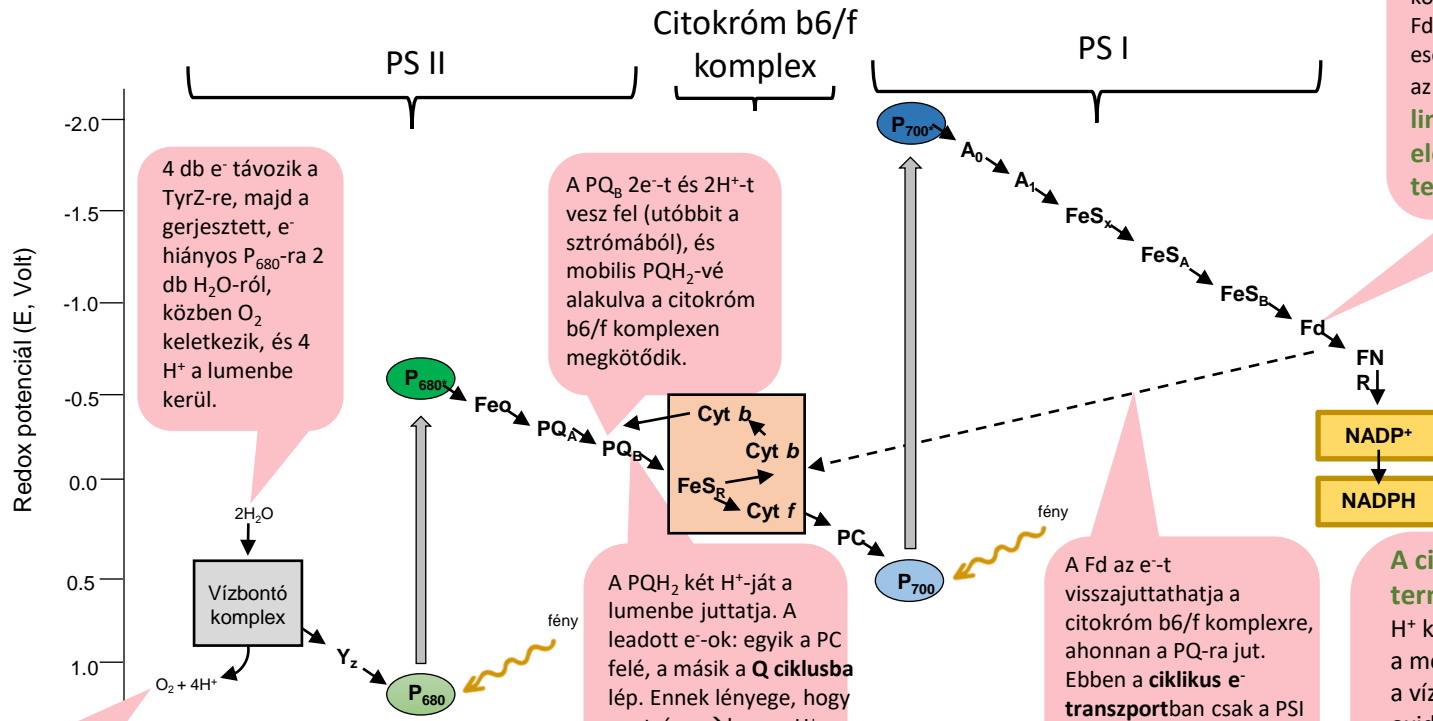
Transzfer feltételei: donor és akceptor átfedő abszorpciós spektrumai, közeli lokalizációjuk.



**Redox potenciál (jele  $E$ , mértékegysége volt,  $V$ )= egy molekula elektronfelvételi, azaz redukálódási képessége.** A hidrogén redox potenciálja 0, ennél nagyobb elektronfelvételi képesség esetén az  $E$  pozitív előjelű, kisebb képesség esetén negatív előjelű (ekkor a molekula inkább elektront ad le).

# A fotoszintetikus elektrontranszport Z-sémája (fényszakasz)

Az elektronok víztől  $\text{NADP}^+$ -ig történő áramlását és a komponensek redox potenciál változásait bemutató séma. A Z-alak úgy alakul ki, hogy a gerjesztés hatására a  $\text{P}_{680}$  és a  $\text{P}_{700}$  kl  $a$  eredetileg pozitív redox potenciál értéke lecsökken, **negatív előjelű lesz**, vagyis az elektron felvétel helyett, ***a gerjesztett pigment inkább elektront ad le***. Az elektrontranszport lánc további komponenseinek redox potenciálja sorban egyre pozitívabb, így azok elektront tudnak felvenni az előző komponenstől.



4 db  $e^-$  távozik a TyrZ-re, majd a gerjesztett,  $e^-$  hiányos  $\text{P}_{680}$ -ra 2 db  $\text{H}_2\text{O}$ -ról, közben  $\text{O}_2$  keletkezik, és 4  $\text{H}^+$  a lumenbe kerül.

A  $\text{PQ}_B$   $2e^-$ -t és  $2\text{H}^+$ -t vesz fel (utóbbit a sztrómából), és mobilis  $\text{PQH}_2$ -vé alakulva a citokrom b6/f komplexen megkötődik.

A  $\text{PQH}_2$  két  $\text{H}^+$ -ját a lumenbe juttatja. A leadott  $e^-$ -ok: egyik a PC felé, a másik a **Q ciklusba** lép. Ennek lényege, hogy a sztróma  $\rightarrow$  lumen  $\text{H}^+$  transzlokációt növelje.

A Fd az  $e^-$ -t visszajuttathatja a citokrom b6/f komplexre, ahonnan a PQ-ra jut. Ebben a **ciklikus  $e^-$  transzportban** csak a PS I aktív, és csak ATP képződik,  $\text{O}_2$  és NADPH nem.

A gerjesztett  $\text{P}_{700}$  által leadott  $e^-$  a kötött ferredoxinokról a mobilis Fd-ra adódik át. **Lineáris trp.** esetén ez a FNR enzimnek adja át az  $e^-$ -t, ami NADPH-t képez. **A lineáris elektrontranszportlánc terméke a NADPH.**

**A ciklikus és a lineáris  $e^-$  trp. terméke az ATP:**  
 $\text{H}^+$  koncentráció különbség alakul ki a membrán két oldala között, hisz a vízbontásból és a  $\text{PQH}_2$  oxidációjából származó  $\text{H}^+$ -ok a lumenben halmozódnak fel. A  $\text{H}^+$  koncentráció különbség a  $\text{CF}_0$ - $\text{CF}_1$  ATP szintázal egyenlítődik ki, miközben ADP foszforilálódik ( $3\text{H}^+ \rightarrow 1 \text{ATP}$ ).

**A lineáris elektrontranszportlánc (mellék)terméke az  $\text{O}_2$ .**

# A fotoszintetikus elektrontranszport komponensei

## PS II komponensei:

A reakciócentrum vázát a D1 és D2 heterodimer fehérje alkotja

**Vízbontó komplex (oxygen evolving complex, OEC vagy M-”enzim”):** a PSII lumen felőli oldalához kapcsolódik. A Mn ion oxidációs állapotainak megfelelően több állapota lehet ( $S_0$ ,  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$ ,  $S_4$ ;  $S_4$  azonnal  $S_0$ -vá alakul), ami a pozitív töltések összegyűjtését szolgálja a vízbontás számára. **Négy foton juttatja a Mn-centrumot abba az erősen oxidált állapotba, ami lehetővé teszi a víz oxidációját.**

$Y_z$  vagy **Tyr<sub>z</sub>**= a D1 fehérje tirozin oldallánca, a  $P_{680+}$  (oxidált  $P_{680}$ ) *primer elektron donora*.

**Feo**= feofitin, a  $P_{680+}$  (oxidált  $P_{680}$ ) *primer elektron akceptora*.

**PQ<sub>A</sub>** és **PQ<sub>B</sub>** vagy **Q<sub>A</sub>** és **Q<sub>B</sub>**= plasztokinon A és B. Mobilis tilakoidon belüli fehérjék.

## Citokróm b6/f komplex komponensei:

**FeS<sub>R</sub>**=vas-kén protein, **cyt b**=alacsony és magas redox potenciálú citokróm b-k, **cyt f**=citokróm f.

**PC**=plasztocianin, kisméretű, réz tartalmú mobilis fehérje.

## PS I komponensei:

A reakciócentrum vázát a PsaA and PsaB heterodimer fehérje alkotja

**A<sub>0</sub>**= kl *a* monomer

**A<sub>1</sub>**= K vitamin vagy fillokinon

**FeS<sub>x</sub>**, **FeS<sub>A</sub>**, **FeS<sub>B</sub>**= kötött ferredoxinok

**Fd**= mobilis ferredoxin

**FNR**= ferredoxin-NADP<sup>+</sup>-oxidoreduktáz enzim

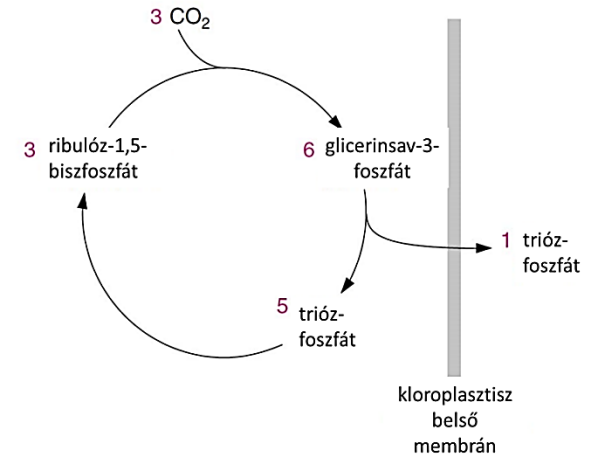
# A széndioxid fixálásának C3-as és C4-es útjai (sötét szakasz)

A sötét szakasz során a fényszakaszban termelt ATP és NADPH felhasználásával megvalósul a CO<sub>2</sub> megkötés és redukció a kloroplasztisz sztrómájában.

**Calvin-ciklus a C3-as növényekben:** a CO<sub>2</sub> ribulóz-1,5-biszfoszfáthoz kötődik (=fixáció ribulóz-biszfoszfát karboxiláz/oxigenáz, Rubisco enzimmel), a keletkező 6 szénatomos intermedier két 3 szénatomos molekulára (glicerinsav-3-foszfát) hasad, majd ezek redukálódnak gliceraldehid-3-foszfáttá (=trióz foszfát), aminek nagy része a regenerációs szakaszban újra felépíti a kiindulási molekulát.

**C4-es növényekben:** az alapciklust egy CO<sub>2</sub> koncentráló mechanizmus teszi hatékonyabbá, és a folyamatok két külön sejttípusra, azaz térben elkülönülnek.

**CAM (Crassulacean Acid Metabolism) növényekben:** CO<sub>2</sub> koncentráló mechanizmus, és a folyamatok éjszákára és nappalra, azaz időben elkülönülnek.



A ciklusban 3 CO<sub>2</sub> fixálódik, a képződő 6 trióz foszfátból 5 regenerálódik, 1 pedig a kloroplasztiszból exportálódva felépítő folyamatokban vesz részt.

## Rubisco (ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz/oxigenáz)

**Katalizált reakciók:** energiaigényes, irreverzibilis *karboxiláció*: Ribulóz-1,5-biszfoszfát + CO<sub>2</sub> → 2 glicerinsav-3-foszfát

Alacsony CO<sub>2</sub> koncentráció mellett a Rubisco *oxigenáz* aktivitása dominál: Ribulóz-1,5-biszfoszfát + O<sub>2</sub> → glicerinsav-3-foszfát + 2-foszfoglikolsav

**Lassú** működésű az enzim, ezt a levelekben lévő **nagy enzimm koncentráció** kompenzálja. Emelkedő hőmérséklet esetén romlik a Rubisco CO<sub>2</sub> affinitása, ezt a C<sub>4</sub>-es és a CAM növényekben a CO<sub>2</sub> koncentráló mechanizmus tudja ellensúlyozni.

**Szerkezet:** 8 kis (sejtmagi kódolású) és 8 nagy (kloroplasztisz genomban kódolt) alegység

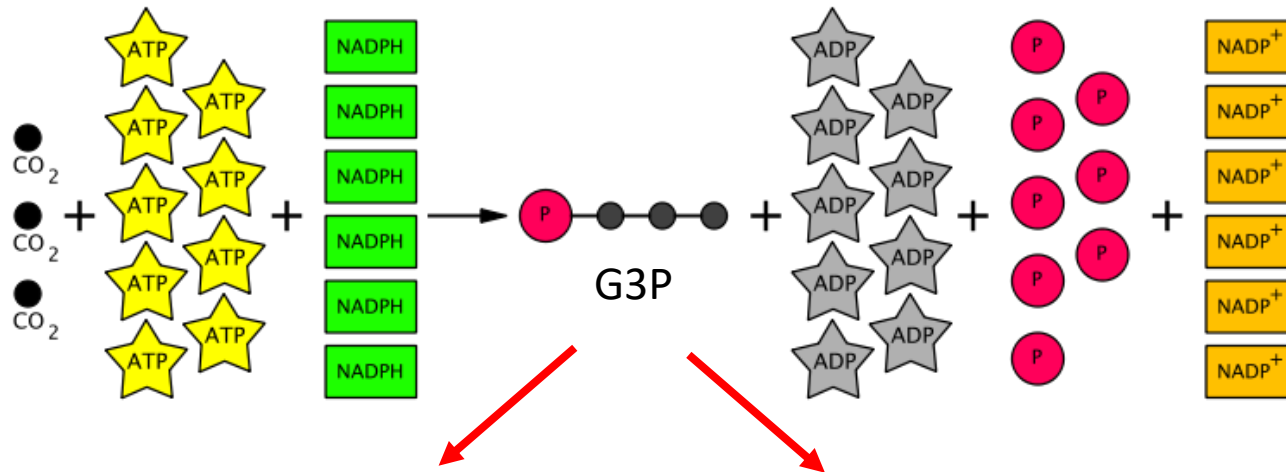


# A Calvin-ciklusban megkötött szénváz sorsa: a szénhidrátok szintézise

A Calvin ciklusból a belépő CO<sub>2</sub>-val ekvivalens mennyiségű glicerinaldehid-3-foszfát (G3P)szénhidrát távozik és az anyagcserében hasznosítódik (keményítő, szacharóz, egyéb)

## A Calvin ciklus egyenlege

(Forrás: Wikipedia. Peter coxhead. [Creative Commons CC0 1.0 Universal Public Domain Dedication](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).)



**Keményítő szintézise**

**Keményítő szerkezete:** amilóz (~1000 glükóz  $\alpha$ -1,4-es kötések), amilopektin (104-105 db glükóz  $\alpha$ -1,4-es és  $\alpha$ -1,6-os kötések, elágazó)

**Szintézis helye:** **kloroplasztisz, amiloplasztisz**

**Lényege:**

Glükóz-1-foszfátból ADP-glükóz képződik, amik  $\alpha$ -1,4-glükán láncokká kapcsolódnak össze.

**Szacharóz szintézise**

**Szacharóz szerkezete:** egy glükóz és egy fruktóz molekulából álló diszacharid. **Szintézis helye:** **citoplazma**

**Lényege:**

A trióz-foszfát **fruktóz-1,6-biszfoszfát**tá alakul, ami tovább alakul **fruktóz-6-foszfát**tá. Egy **UDP-glükózzal** kapcsolódik a fruktóz-6-foszfát és **szacharóz-6-foszfát** képződik. Végül ez defoszforilálódik, és **szacharóz** szintetizálódik.

# Fotorespiráció: a Rubisco oxigenáz aktivitása dominál

Szárazság és/

vagy magas hőmérséklet → sztóma zárás → CO<sub>2</sub> koncentráció csökken  
→ Rubisco CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> szelektivitása csökken

ennek következtében...

**a RUBISCO oxigenáz aktivitása kerül előtérbe = fotorespiráció zajlik le**

## A fotorespiráció lényege:

A **kloroplasztisban** a Rubisco oxigenáz aktivitása dominál, a ribulóz-1,5-biszfoszfátból egy **glicerinsav-3-foszfát** (ami be tud lépni a Calvin ciklusba) és egy **2-foszfoglukolsav** (ami nem képes erre) képződik. **Ez szervesanyag veszteséget jelent.** Ezért két db. 2 szénatomos foszfoglukolsav több lépésben a peroxiszóma és a mitokondrium részvételével egy 3 szénatomos glicerinsav-3-foszfáttá alakul vissza, ami így részt vehet a ribulóz-1,5-biszfoszfát újranelépítésében és a CO<sub>2</sub> fixálásban, 1 CO<sub>2</sub> pedig felszabadul.

A **peroxiszómára** azért van szükség, mert az átalakulások során reaktív oxigénforma képződik, amit a peroxiszóma antioxidáns rendszere semlegesít, így az nem okoz károsodást.

A **mitokondriumban** az átalakulások során **CO<sub>2</sub>** és **NH<sub>3</sub> szabadul fel.** A fotorespirációval a rendszer extra gerjesztési energiát (NADP) is keletkeztet. Az NH<sub>3</sub> a kloroplasztisban a glutamin szintetáz (GS)-glutamát szintáz (GOGAT) enzimrendszerrel reasszimilálódik (=újra beépül aminosavba).

A mitokondriumban felszabadult **CO<sub>2</sub> visszatáplálódhat a Calvin-ciklusba,** és olyan körülmények között **táplálja azt, mikor a levegőben nincs elég CO<sub>2</sub>.** Ha nem így lenne, elektronok lépnének ki az elektronszállító láncból, aktivált oxigénformák keletkeznének és tönkretennék a fotoszintetikus membránokat.

# A széndioxid fixálásának C<sub>4</sub>-es és CAM útjai

A C<sub>4</sub>-es és CAM fotoszintézist folytató növények **hatékony CO<sub>2</sub> koncentráló mechanizmussal** állandó, magas CO<sub>2</sub> koncentrációt képesek fenntartani a Rubisco közelében, így annak oxigenáz aktivitása nem kerülhet előtérbe, vagyis a fotoszintézis hatékonyságát rontó **fotorespiráció megakadályozható**.

C<sub>4</sub>

**Jellegzetes levélszerkezet=Kranz-anatómia (pl. kukorica):**

Calvin-ciklus (RUBISCO) csak a nyalábhüvely sejtekben

**Mezofill sejt:** Nincs Calvin ciklus, a CO<sub>2</sub> **foszfoenol-piruváthoz** kapcsolódva fixálódik, 4 szénatomos **oxálecetsav**, majd **almasav** képződik.

**Nyalábhüvely sejt:**

Az almasav **piruvátra** bomlik, CO<sub>2</sub> felszabadulása mellett (CO<sub>2</sub> koncentrálás). A CO<sub>2</sub> a Calvin-ciklusban fixálódik, a piruvát a mezofillum sejtbe szállítódik.

CAM

Sivatagi pozsgásokban, amik **sztómáikat nappal zárva tartják**, így a CO<sub>2</sub> fixáláshoz nem lenne elegendő CO<sub>2</sub>. Megoldás: az **éjszaka** nyitott sztómákon a **CO<sub>2</sub> felvevődik**, azonban csak **nappal fixálódik**, vagyis a folyamatok időben elkülönülnek.

**Éjszaka** a felvett CO<sub>2</sub> **oxálecetsavon** keresztül **almasavvá** alakul a kloroplasztiszban, majd az almasav a **vakuólumokban raktározódik**.

**Nappal** az almasav a vakuólumból mobilizálódik és a kloroplasztiszban **piruváttá** bomlik CO<sub>2</sub> felszabadulása mellett. A CO<sub>2</sub> a Calvin-ciklusban fixálódik.