

# FOTOSINTEZA

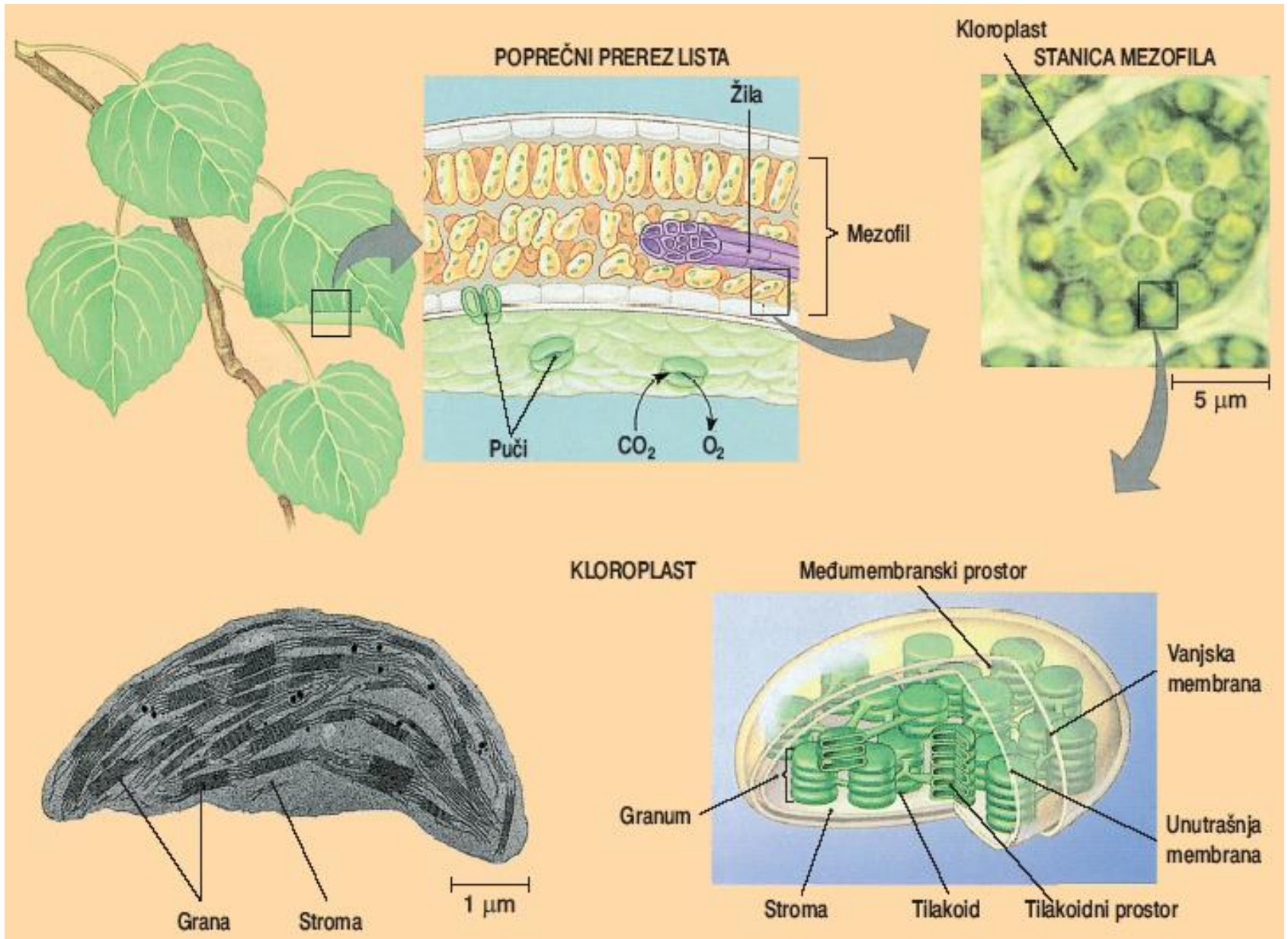


“sinteza pomoću svjetlosti”

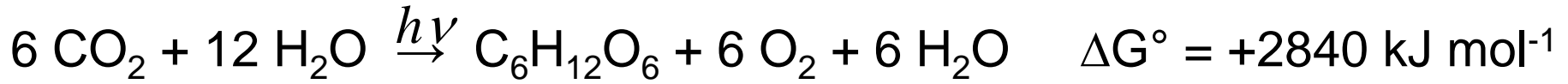
**-proces u kojem biljke, alge i prokarioti koriste svjetlosnu energiju za sintezu organskih spojeva**



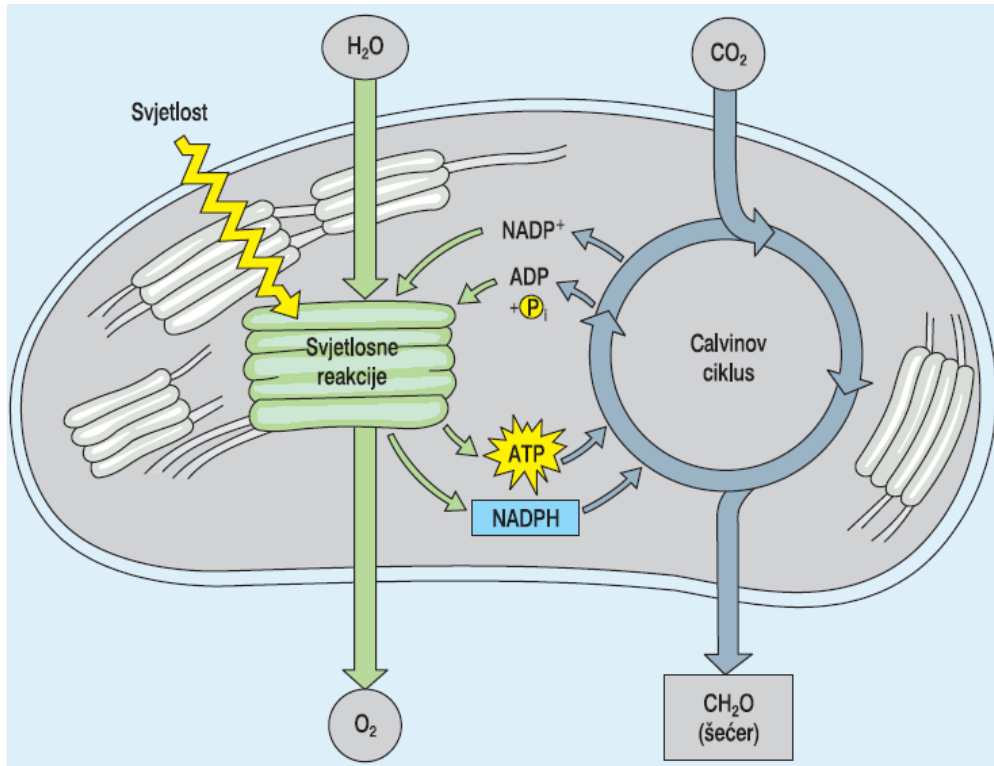
# FOTOSINTEZA U BILJAKA



# Sumarna reakcija fotosinteze

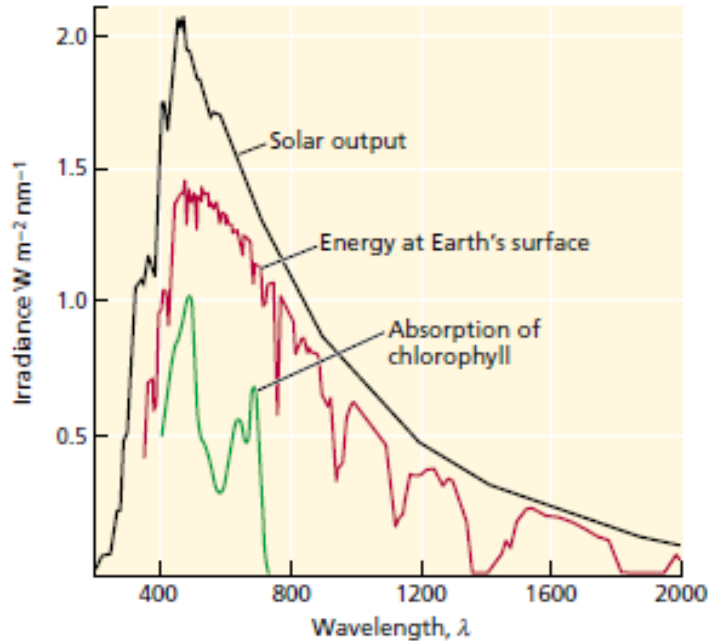


## Shematski prikaz procesa fotosinteze

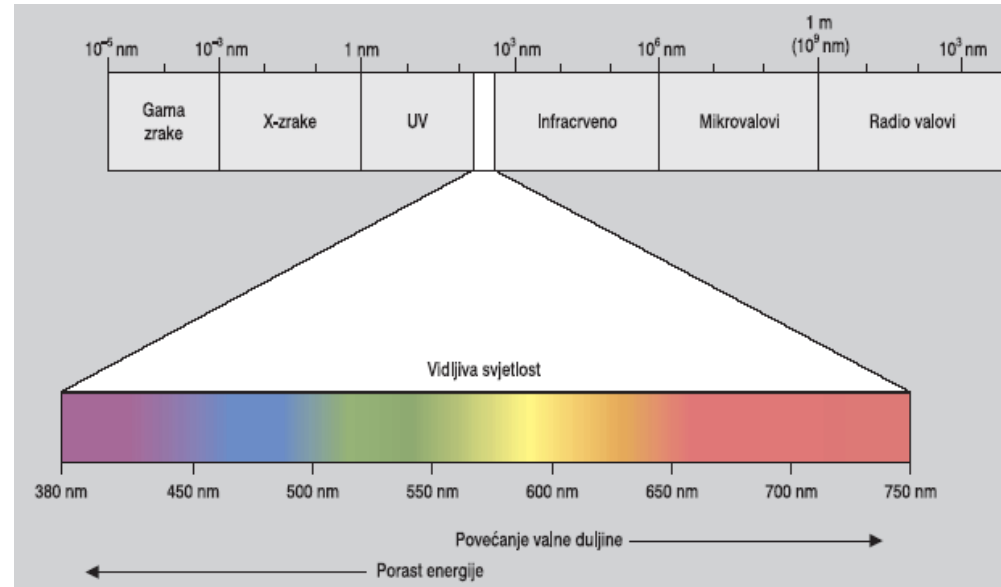


1. Svjetlosne reakcije;  
Fotokemijske reakc.;  
Primarne reakcije  
fotosinteze;  
Tilakoidne reakcije
2. Reakcije u tami;  
Biokemijske reakcije  
fotosinteze;  
Sekundarni procesi;  
Calvinov ciklus;  
Reakcije fiksacije  
ugljika;  
Reakcije u stromi

# APSORPCIJA SVJETLOSTI



Taiz, L., Zeiger, E. (2002).  
Plant Physiology.



Elektromagnetski  
spektar

Spektar Sunčeva zračenja  
i apsorpcijski spektar klorofila

## FOTOBIOLOŠKO PODRUČJE SPEKTRA

- FOTOSINTEZA
- FOTOTROPIZMI (zakrivljenja uzrokovana svjetlošću)
- FOTOTAKSIJE (slobodna lokomotorna gibanja uzrokovana svjetlošću)
- FOTOMORFOGENEZE (promjene oblika inducirane svjetlošću)

# FOTOSINTETSKI PIGMENTI

pigmenti – molekule koje mogu apsorbirati svjetlost

-u tilakoidnoj membrani

-uloga: posreduju u **pretvorbi svjetlosne energije u kemijsku** (za razliku od fotoreceptora, npr. fitokroma, koji ima ulogu primanja i prijenosa signala)

-klorofili

biljke – klorofili *a* i *b*

protisti - klorofili *c* i *d*

anaerobne fotosintetske bakterije - bakterioklorofili

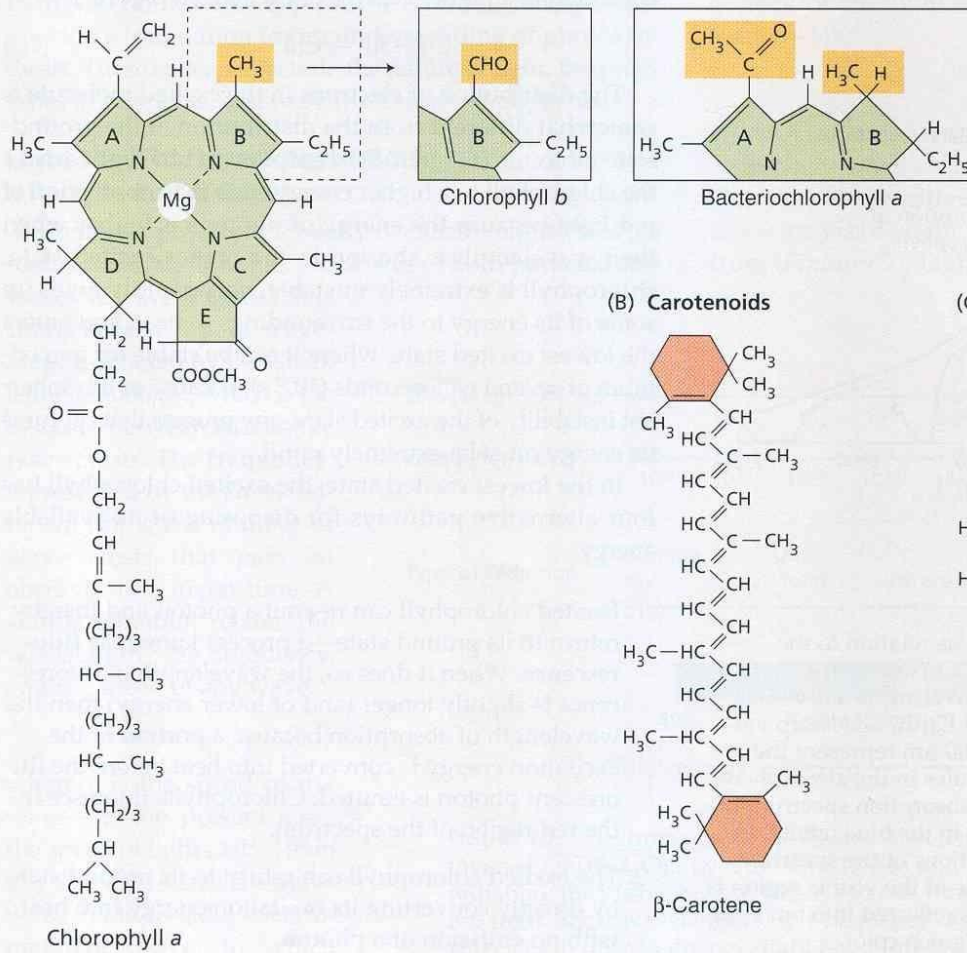
-karotenoidi

-karoteni i ksantofili

-u svim fotosintetskim organizmima

# STRUKTURE FOTOSINTETSKIH PIGMENATA

(A) Chlorophylls



**Klorofili** - prstenasta struktura  
**porfirin** (tetrapirolov prsten)

4 pirolova prstena

Mg

ciklopentanonski prsten na  
pirolovom prstenu C  
alkohol fitol (prsten D)

**Prsten B**

Chl *a* - metilna skupina

Chl *b* - alhidna skupina

**Karotenoidi**

-konjugirane dvostruke veze

-karoteni

-ksantofili - kisikov atom  
u terminalnim prstenovima

# ULOGE FOTOSINTETSKIH PIGMENATA

## klorofili

- apsorpcija svjetlosti
- prijenos energije
- prijenos elektrona

## karotenoidi

- pomoćni pigmenti (apsorpcija svjetlosti i prijenos na klorofile)
- zaštita klorofila od fotooksidacije

Biljka tretirana  
herbicidom koji blokira  
biosintezu karotenoida



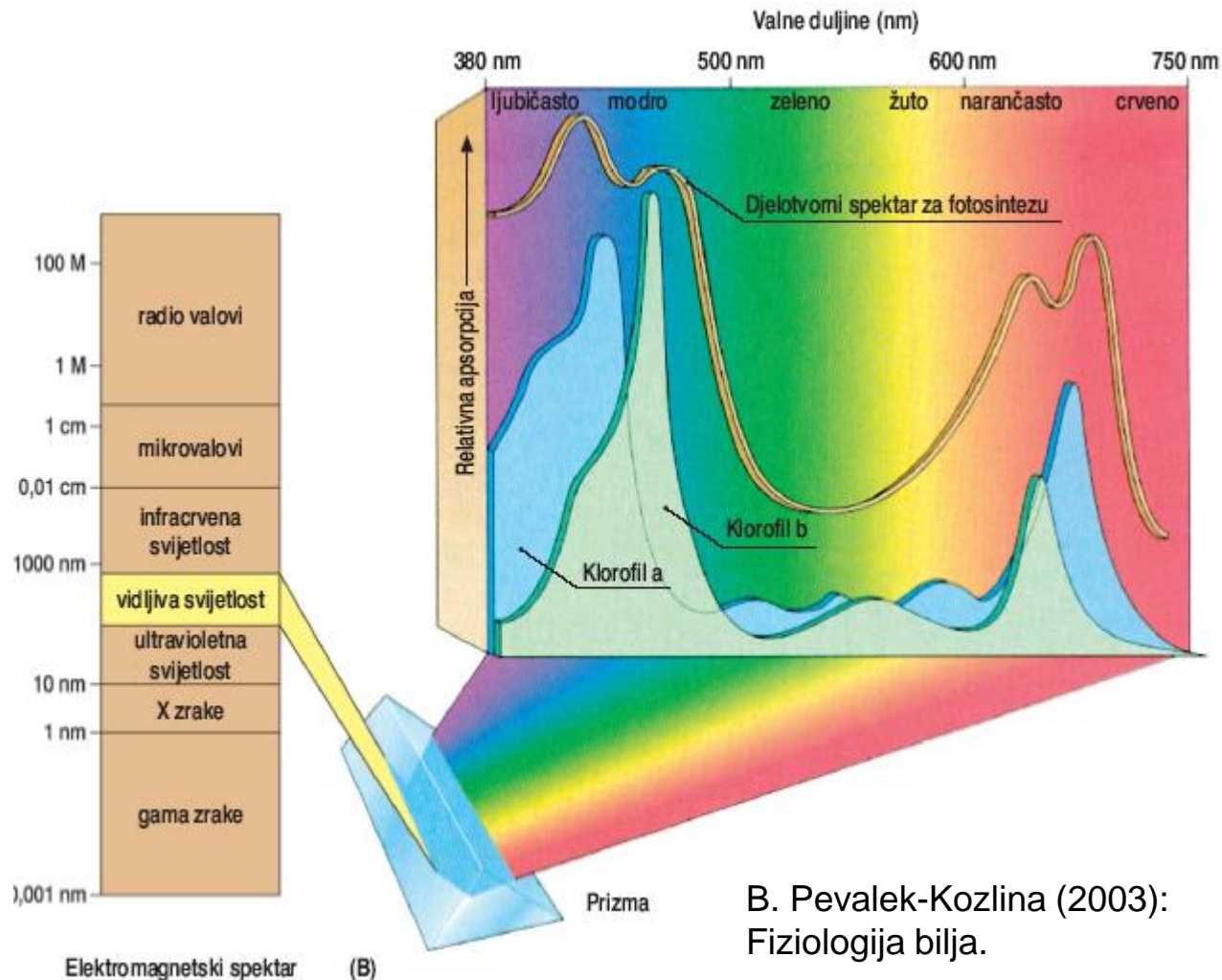


# DJELOTVORNI (AKCIJSKI) SPEKTAR FOTOSINTEZE

-jačina odgovora biološkog sustava na svjetlost određenih valnih duljina

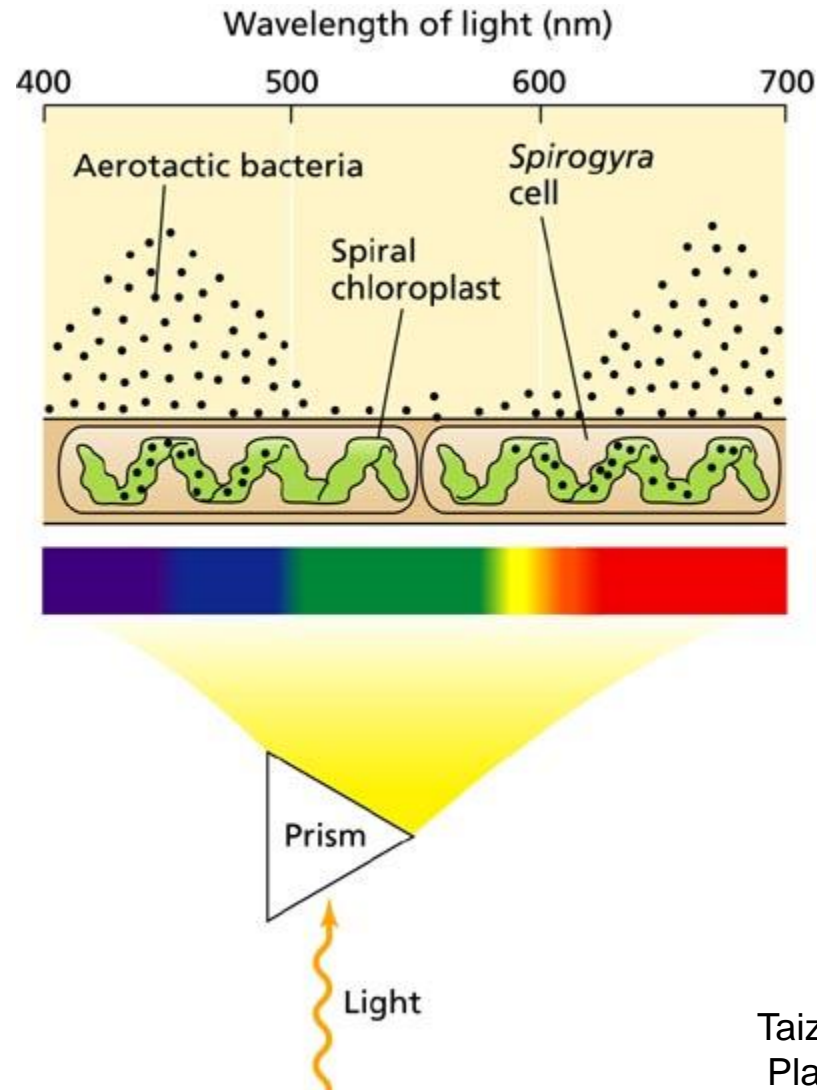
-dobiva se mjerenjem stope fotosinteze (npr. količine oslobođenog kisika) pri različitim valnim duljinama svjetlosti

-ne poklapa se u potpunosti s apsorpcijskim spektrom klorofila *a*



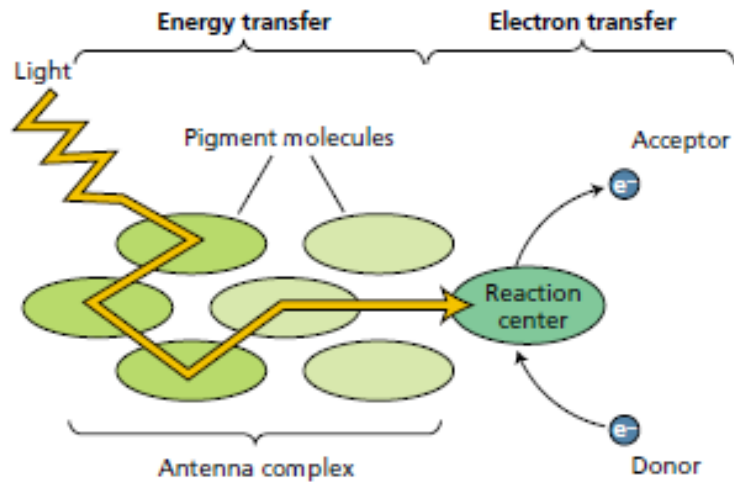


# Određivanje akcijskog spektra (T. W. Engelmann, 19. st.)



Taiz, L., Zeiger, E. (2002).  
Plant Physiology.

# ANTENSKI KOMPLEKS I REAKCIJSKO SREDIŠTE U PSI I PSII

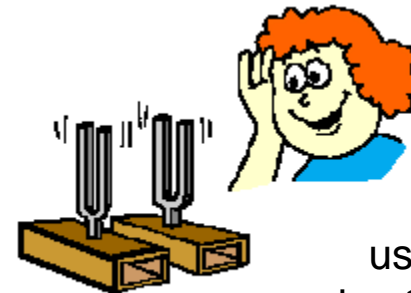


Taiz, L., Zeiger, E. (2002).  
Plant Physiology.

**Reakcijsko središte** – skupina integralnih membranskih proteina i klorofil - primaju energiju s kompleksa antena i pretvaraju u kemijsku energiju (razdvajanje naboja, tj. fotokemijska reakcija)

-klorofil (dimer) i nekoliko akceptora elektrona

“**Antene**” - kompleksi pigmenata i proteina -apsorpcija svjetlosti i prijenos **energije** u reakcijsko središte (rezonantni prijenos)



usporedba s akustičkom vilicom

Fotokemijska reakcija u reakcijskom središtu  
 $\text{Chl A} \rightarrow \text{Chl}^*\text{A} \rightarrow \text{Chl}^+\text{A}^-$

(A = akceptor)

# PRIJENOS ENERGIJE NA REAKCIJSKO SREDIŠTE

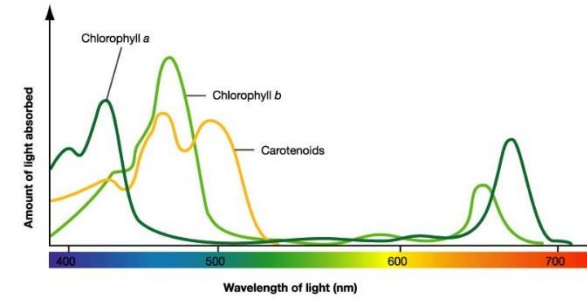
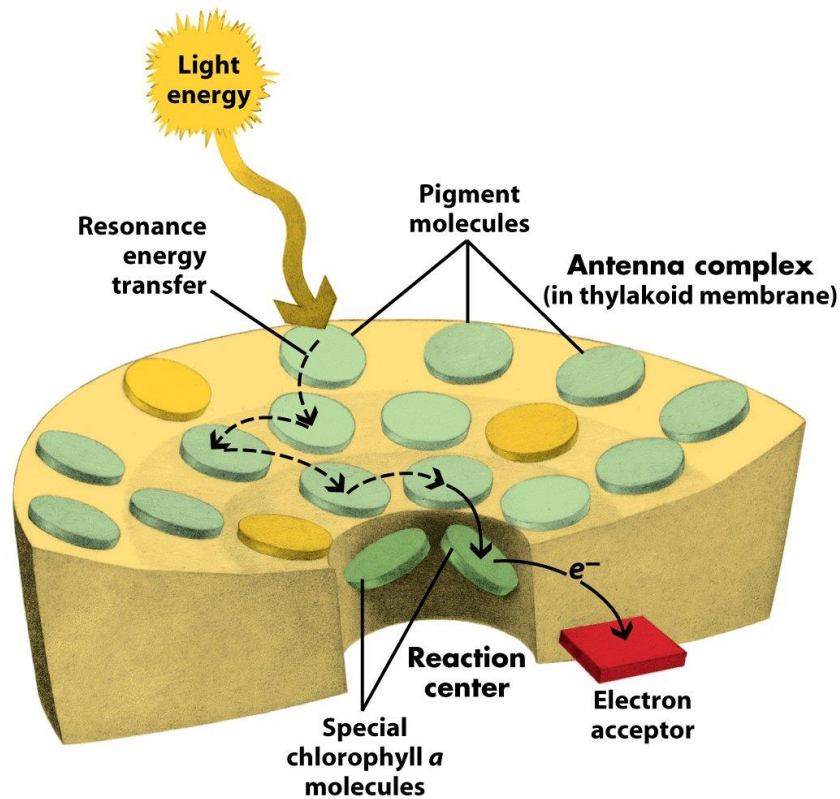
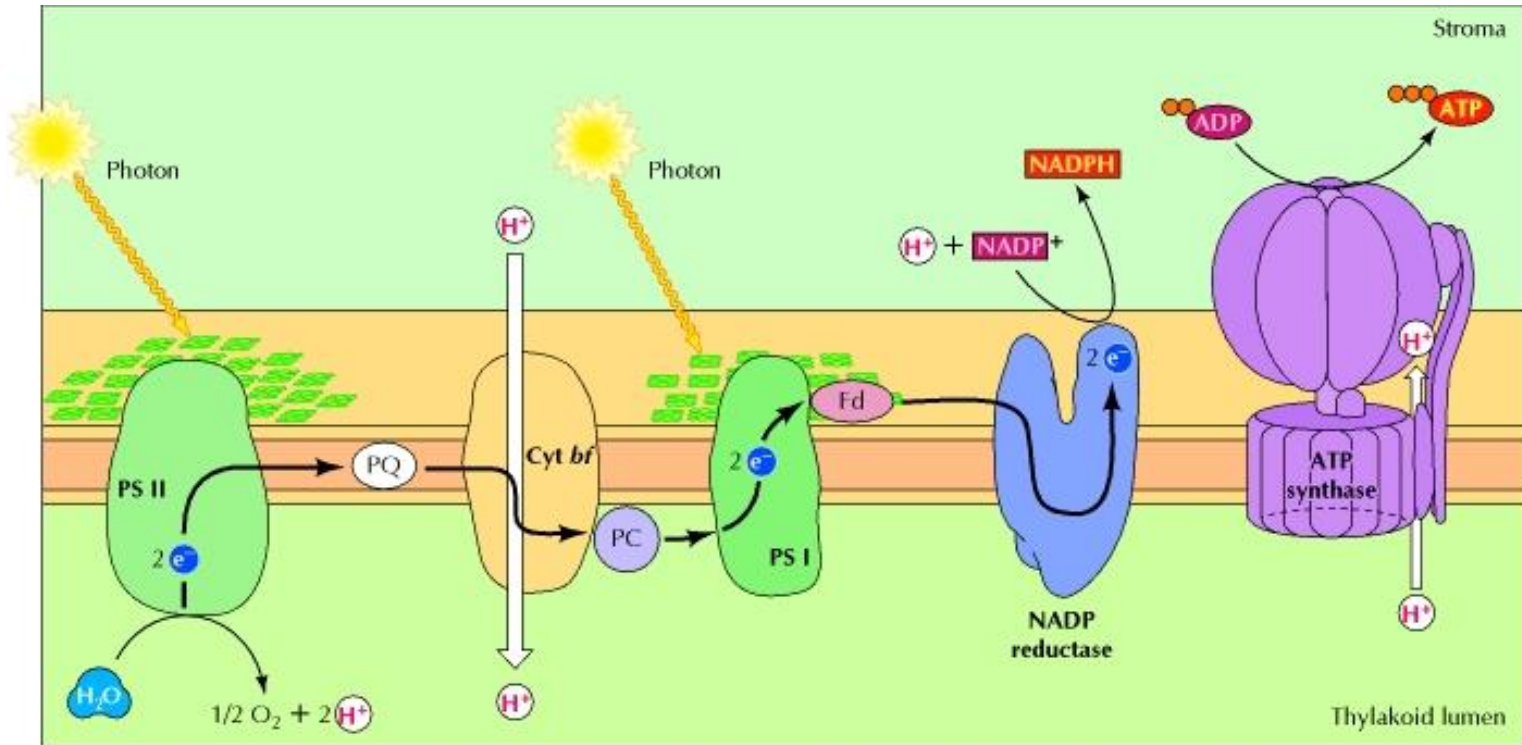


Figure 7-10  
*Biology of Plants, Seventh Edition*  
© 2005 W. H. Freeman and Company

# PRIJENOS ELEKTRONA U TILAKOIDNOJ MEMBRANI

-provodi se na proteinskim kompleksima:

-fotosistem II, citokrom  $b_6f$ , fotosistem I

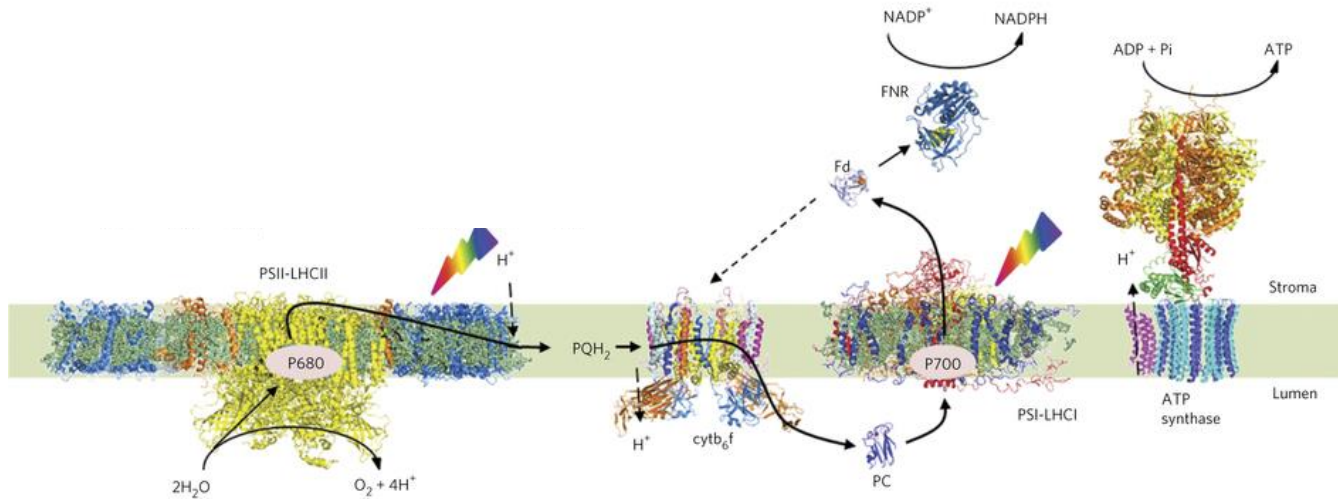


Taiz L., Zeiger E. (2010). Plant Physiology

Fd – feredoksin

-produkti puta prijenosa elektrona: ATP i NADPH,  $O_2$

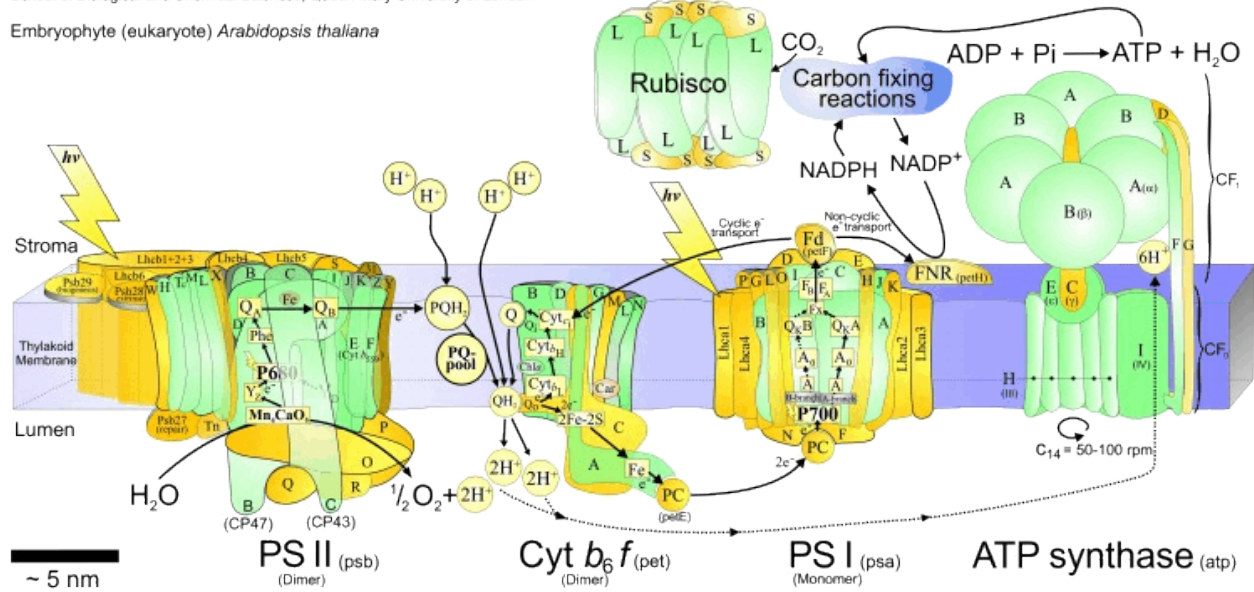




**A structural phylogenetic map for chloroplast photosynthesis**  
 John F. Allen, Wilson B. M. de Paula, Sujith Puthiyaveetil, Jon Nield  
 School of Biological and Chemical Sciences, Queen Mary University of London

TRENDS in Plant Science

Embryophyte (eukaryote) *Arabidopsis thaliana*

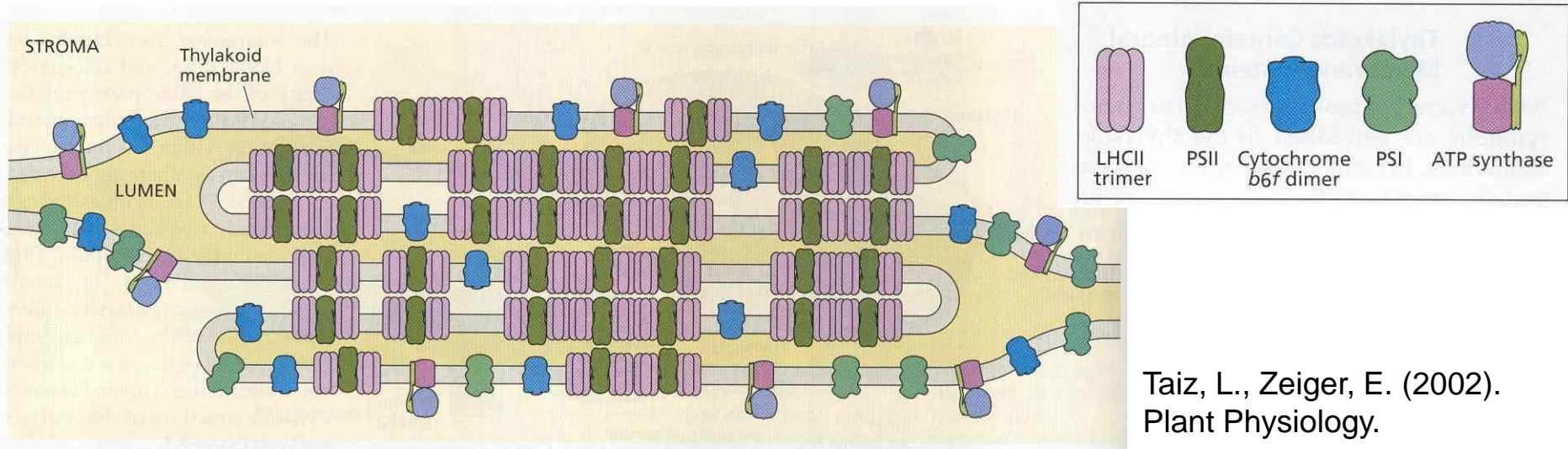


See online version for legend

Trends in Plant Science, December 2011, Vol. 16 (No. 12)

*Polypeptide subunits encoded in the chloroplast are coloured green; polypeptide subunits encoded in the nucleus are coloured yellow. After Race, H.L., et al. (1999) Why have organelles retained genomes? Trends Genet. 15, 364-370*

# ORGANIZACIJA PROTEINSKIH KOMPLEKSA NA TILAKOIDNOJ MEMBRANI



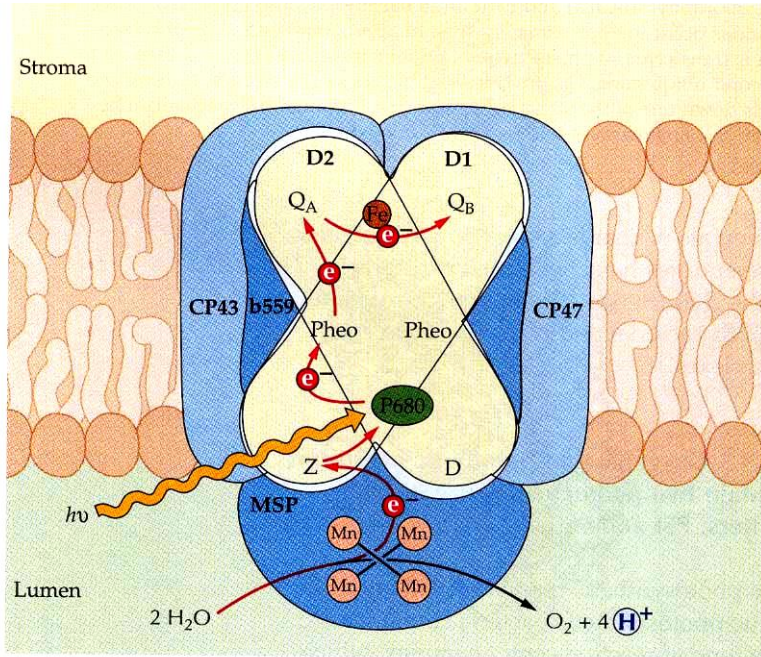
PSII – u grana tilakoidima

PSI, ATP-sintaza – na stroma-tilakoidima i krajnjim dijelovima grana-tilakoida

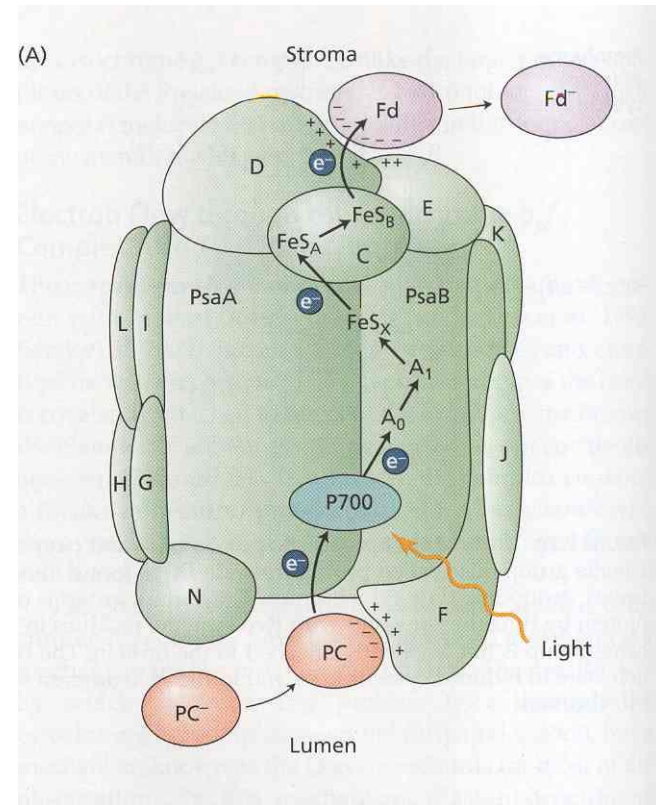
citokrom  $b_6f$  kompleks u lancu prijenosa elektrona – jednolika raspodjela između stroma i grana-tilakoida

# Građa reakcijskih središta fotosistema I i fotosistema II

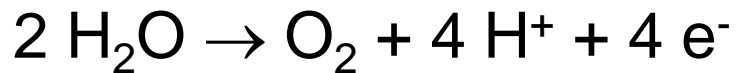
## PSII



## PSI



Oksidacija vode:



Buchanan, B., Gruissem, W.,  
Jones, R. L. (2002). Biochemistry  
and Molecular Biology of Plants.

Taiz, L., Zeiger, E. (2002). Plant Physiology.

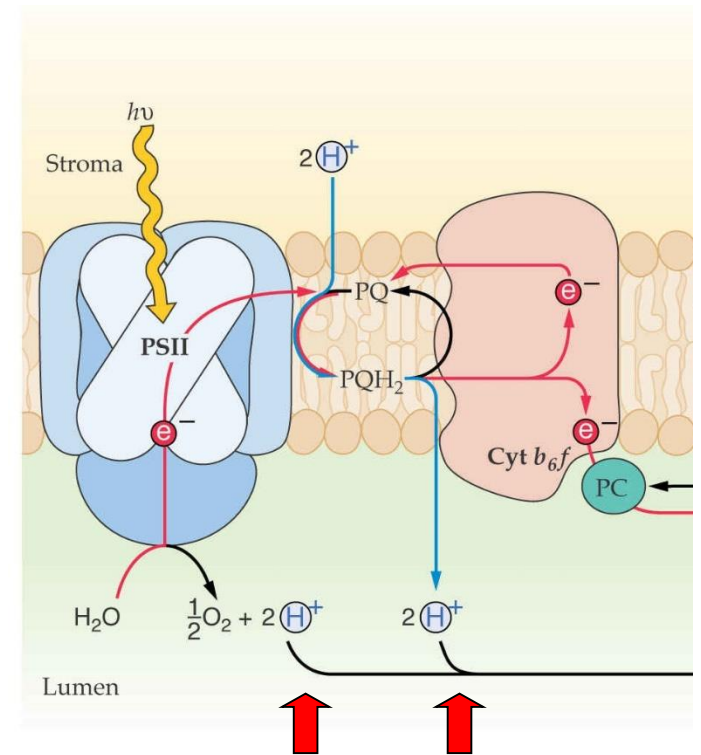


# NASTAJANJE ELEKTRO- KEMIJSKOG GRADIJENTA H<sup>+</sup> IONA NA TILAKOIDNOJ MEMBRANI

Mjesta akumulacije protona  
u lumenu tilakoida

1. Sustav za oksidaciju vode

2. Protoni oslobođeni pri oksidaciji plastokinola na kompleksu *cyt b<sub>6</sub>f*



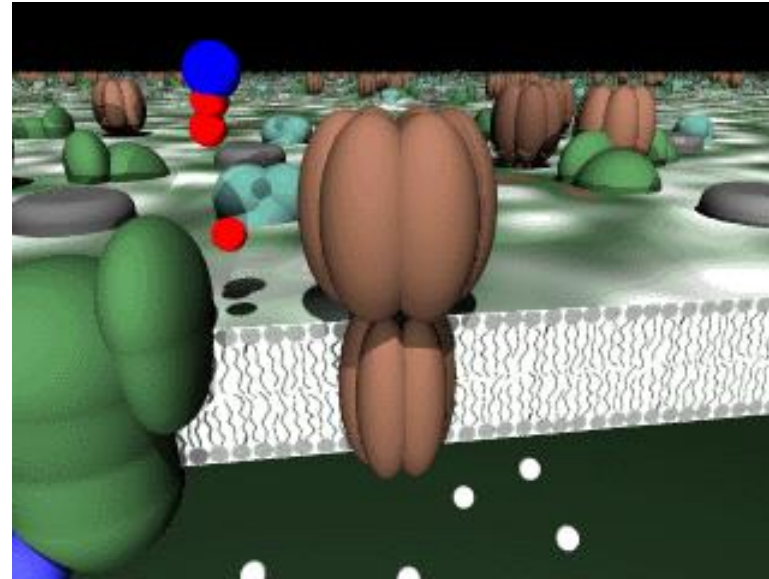
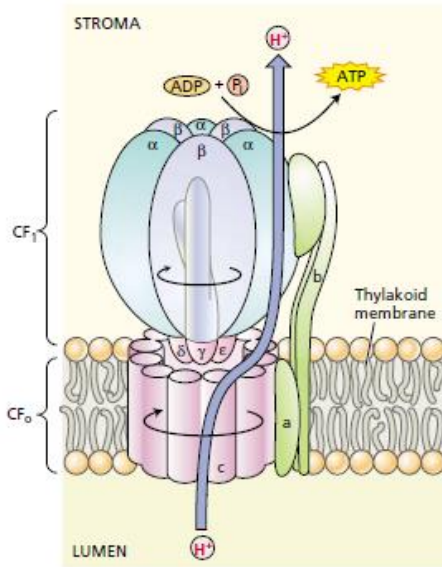
## KEMIOSMOTSKI MEHANIZAM (Mitchell, 1960.)

-razlika koncentracije iona na suprotnim stranama membrane (elektrokemijski gradijent) služi kao izvor slobodne energije koju stanica može koristiti za sintezu ATP-a

-isti mehanizam prisutan je u mitohondriju, u procesu aerobnog disanja



# ATP-sintaza



Nije u lancu prijenosa elektrona!

-enzimski kompleks, 400 kDa

-CF<sub>0</sub> – hidrofobni, membranski dio, formira kanal za prolaz H<sup>+</sup>-iona

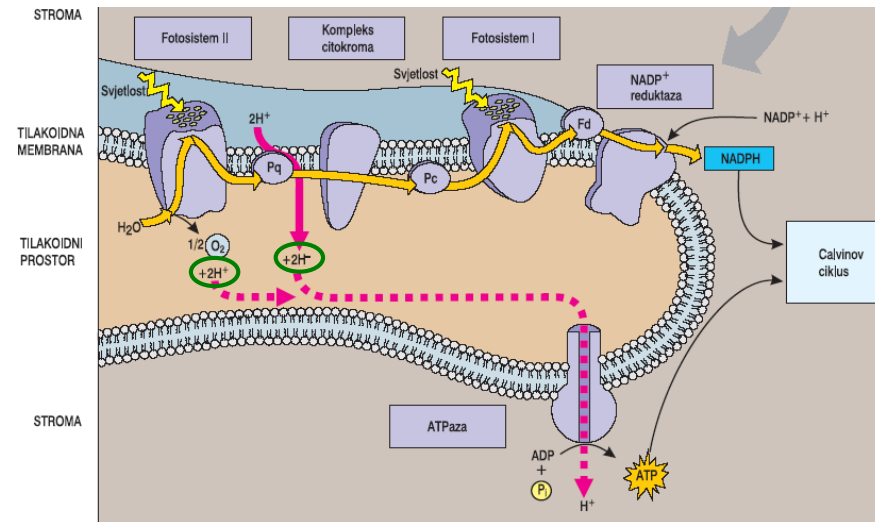
-CF<sub>1</sub> – proteže se u stromu, sastoji se od nekoliko peptida  
(3 kopije α i 3 kopije β, naizmjenično poredanih)

Mehanizam sinteze ATP-a uključuje konformacijsku promjenu tijekom prolaska H<sup>+</sup>-iona

# Povezanost lanca prijenosa elektrona i sinteze ATP-a

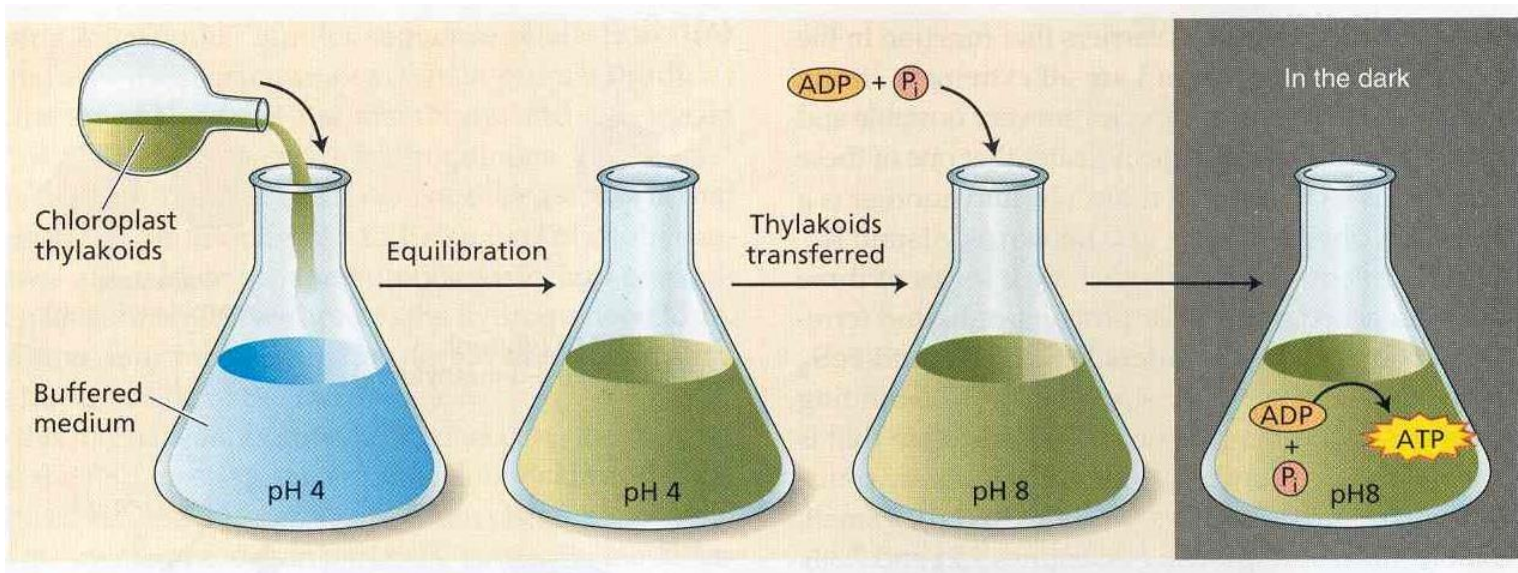
FOTOFOSFORILACIJA - sinteza ATP-a ovisna o svjetlosti

-sinteza ATP-a je energetski povezana s prijenosom elektrona  
→ stvaranje protonskog gradijenta



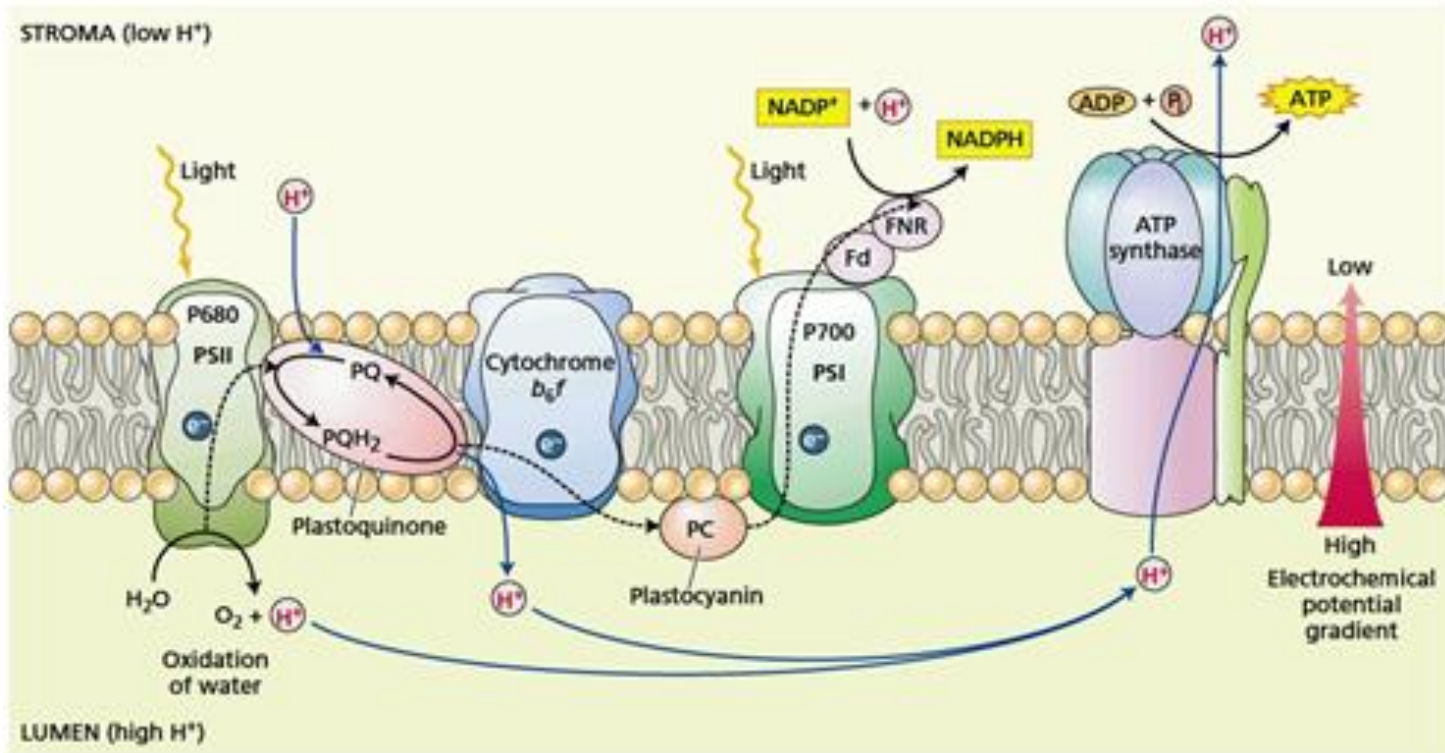
Pevalek-Kozlina, B. (2003). Fiziologija bilja.

## Pokus A. Jagendorfa i sur.



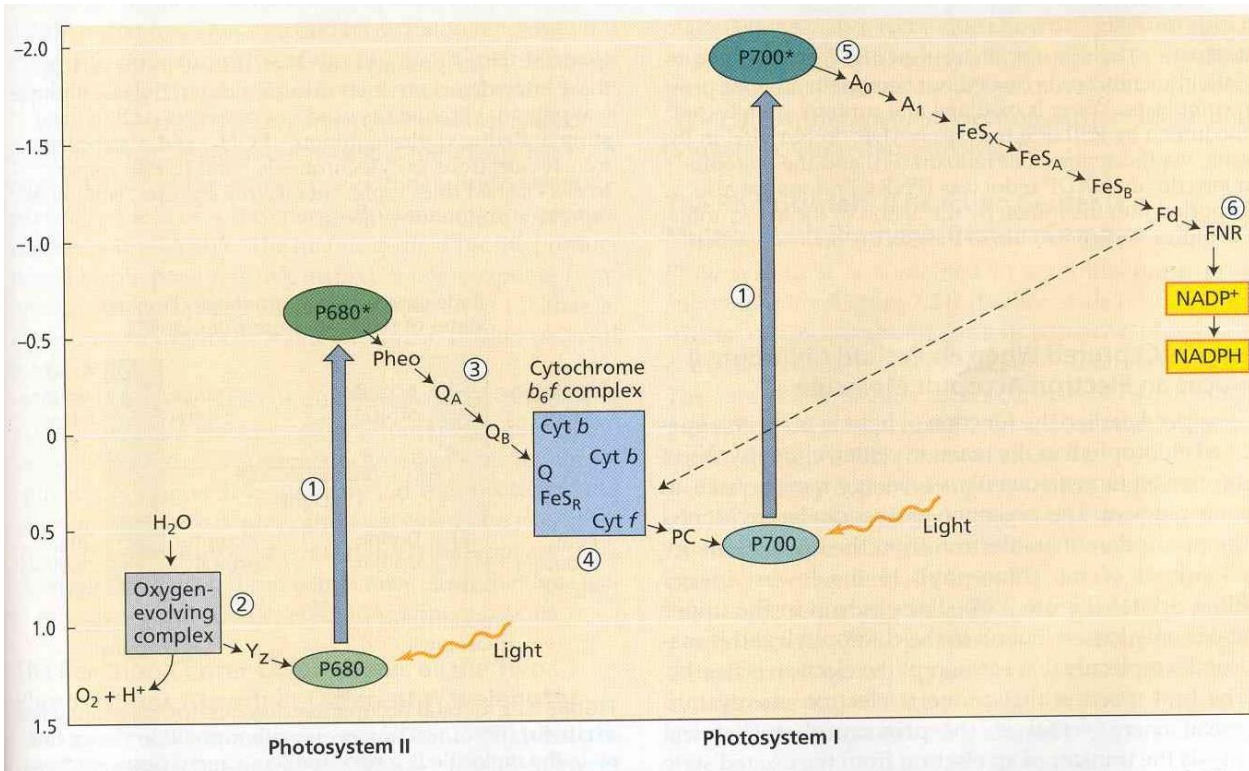
Taiz, L., Zeiger, E. (2002). Plant Physiology.

# PRIJENOS ELEKTRONA U TILAKOIDNOJ MEMBRANI





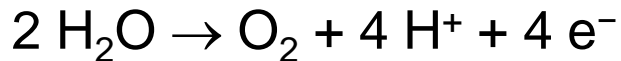
# Z-SHEMA PRIJENOSA ELEKTRONA



-svi prenosioci elektrona u lancu prijenosa el. prikazani na mjestu koje odgovara njihovom redoks-potencijalu

Oksidacija vode

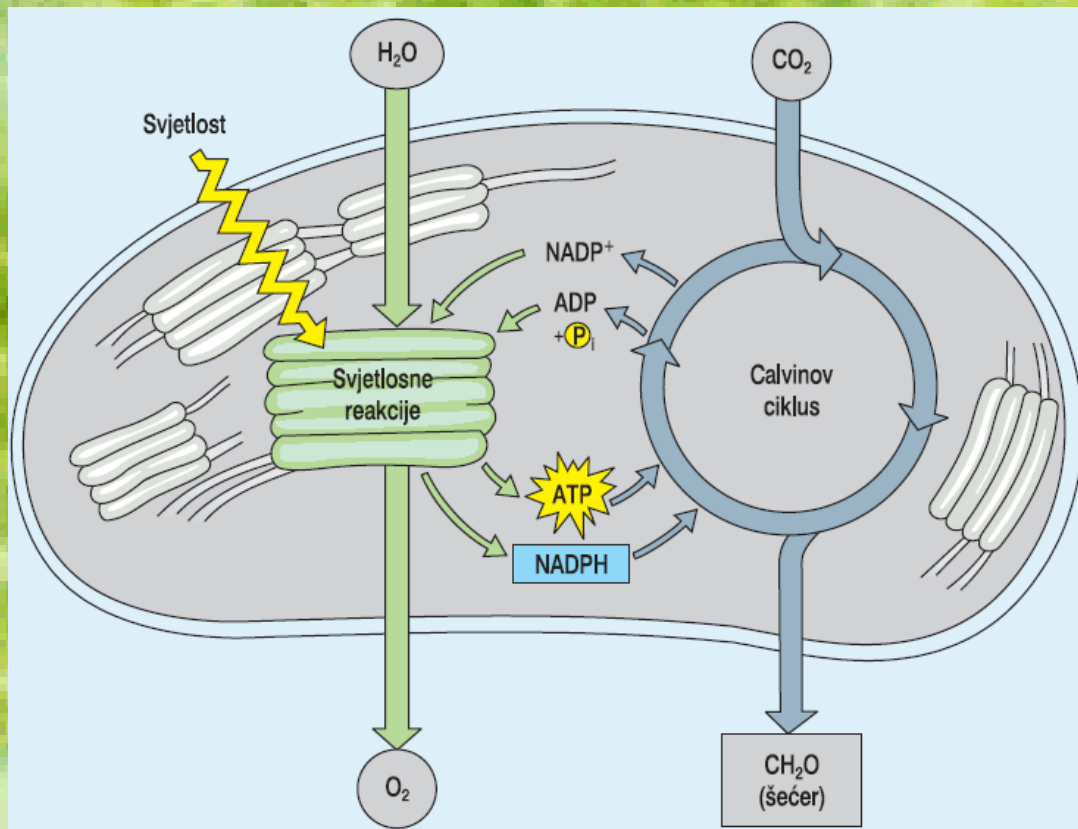
-na fotosistemu II





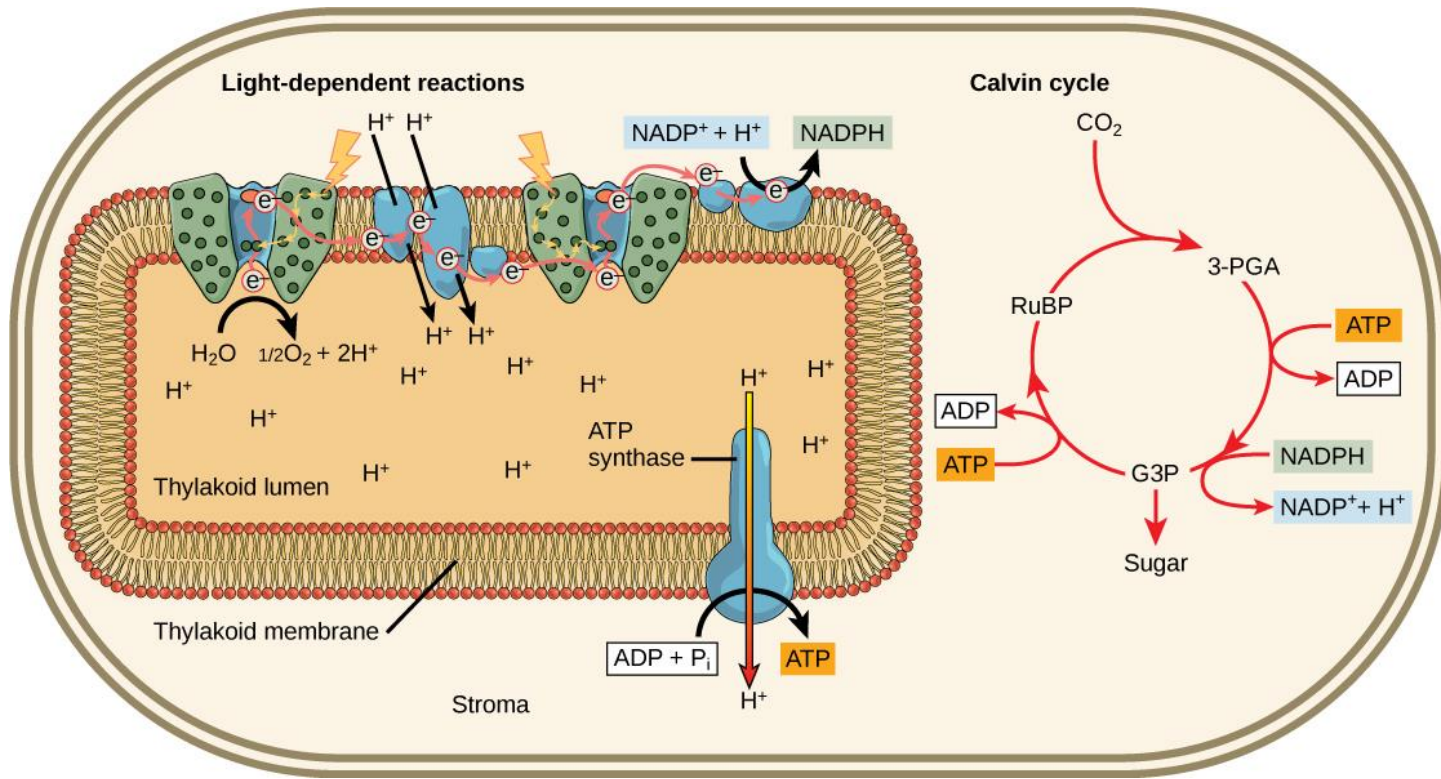
# CALVINOV CIKLUS

FOTOSINTETSKI  $C_3$  REDUKTIVNI CIKLUS  
REDUKTIVNI CIKLUS PENTOZA-FOSFATA



-cikličke reakcije  
fotosinteze

-u stromi kloroplasta



Tri stupnja:

## 1. Karboksilacija

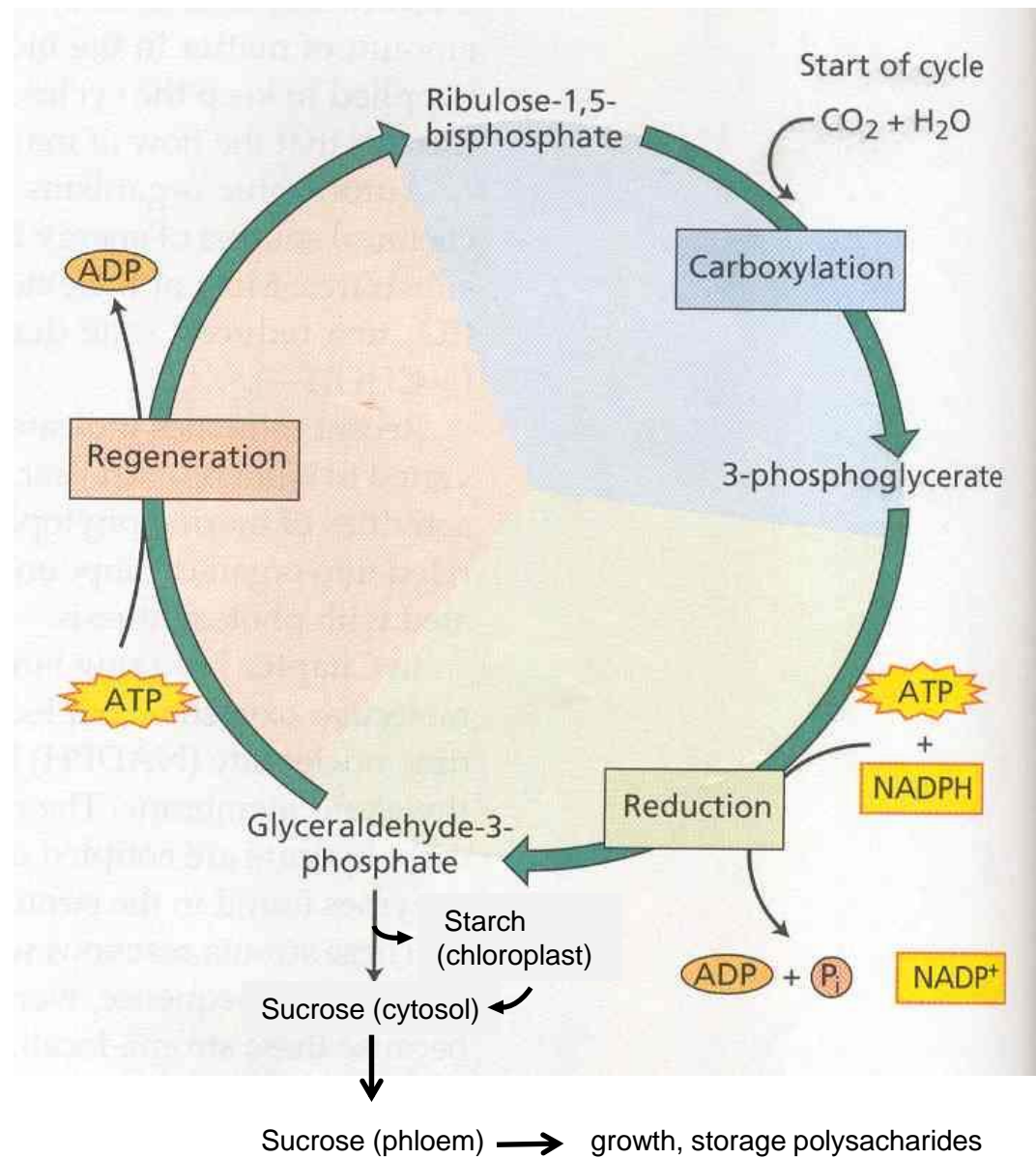
-ugradnja  $\text{CO}_2$  u akceptorsku molekulu **ribulozu-1,5-difosfat (RuBP)**; nastaju dvije molekule **3-fosfoglicerata**

## 2. Redukcija

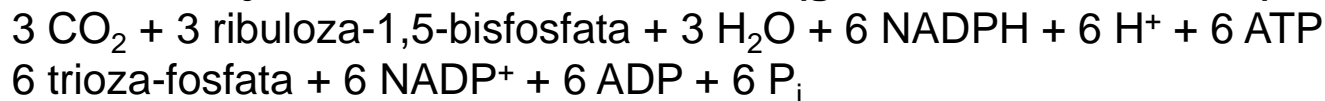
-karboksilna kis. se uz NADPH i ATP reducira u **gliceraldehid-3-fosfat**

## 3. Regeneracija

-akceptor  $\text{CO}_2$ , tj. **RuBP**, se regenerira iz gliceraldehid-3-fosfata

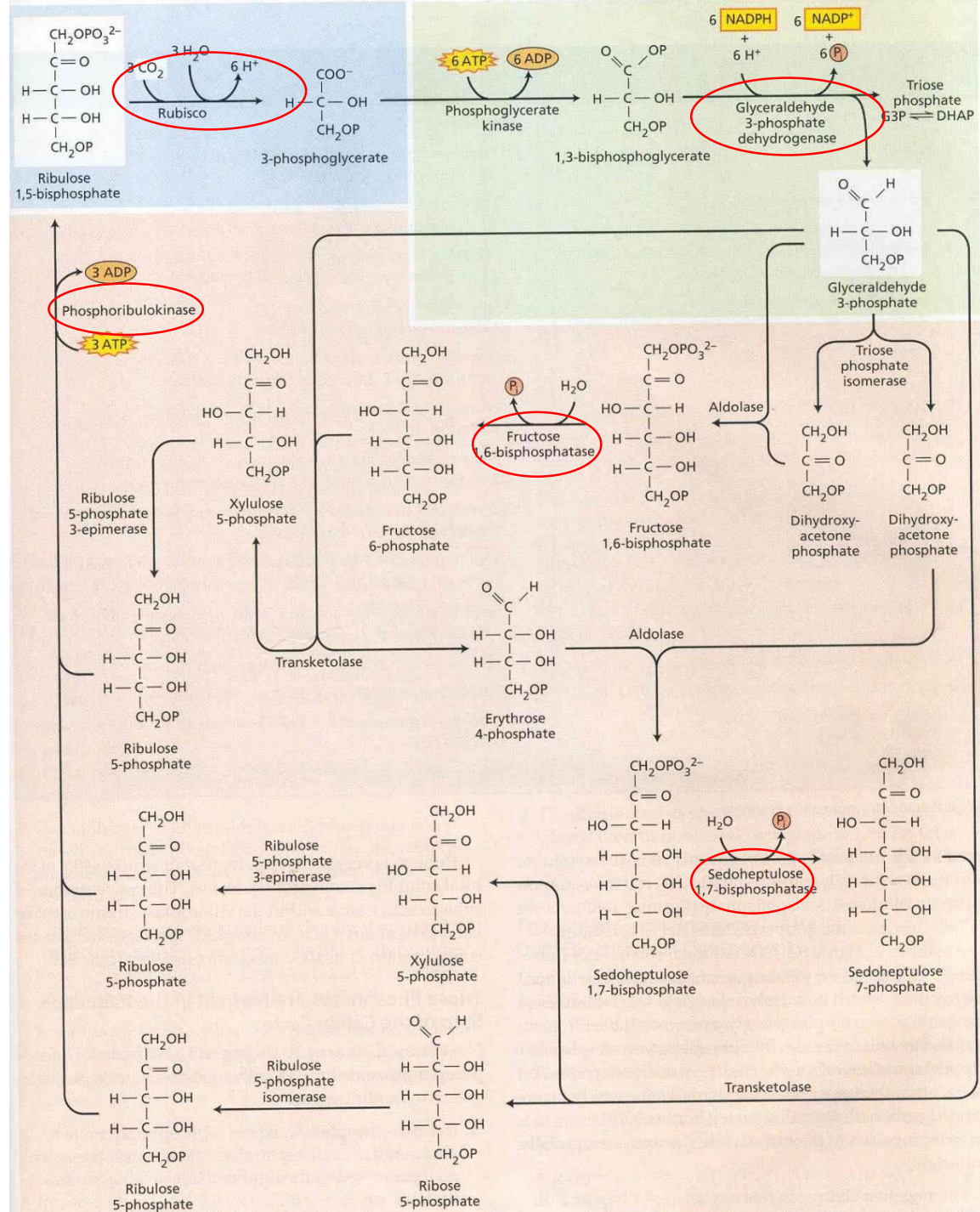
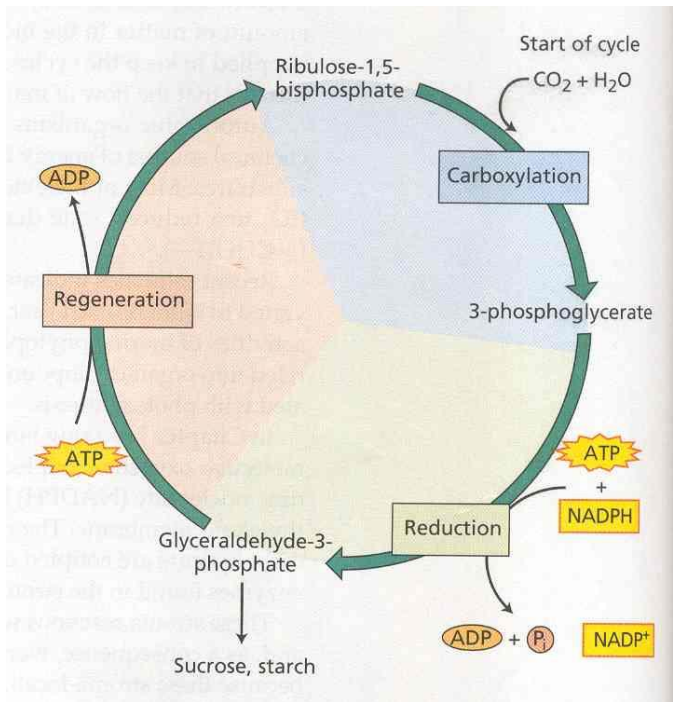


**Neto-reakcija biosinteze trioza-fosfata (gliceraldehid-3-fosfata) u Calvinovom ciklusu:**



Taiz, L., Zeiger, E. (2002).  
Plant Physiology.

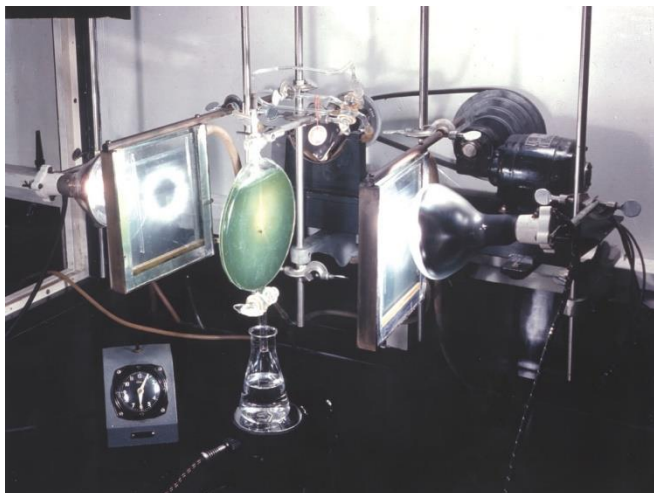




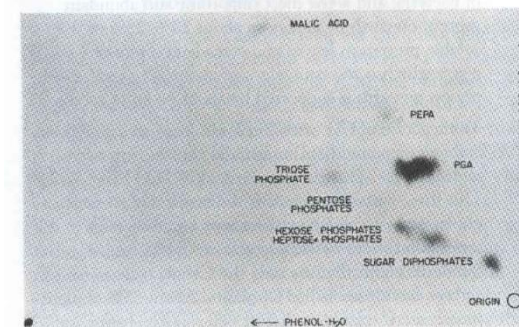
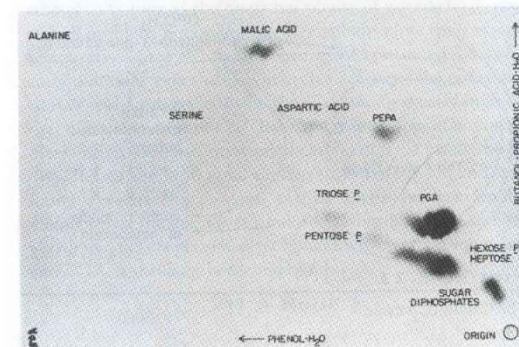
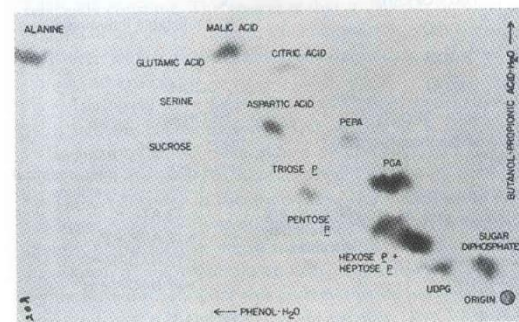
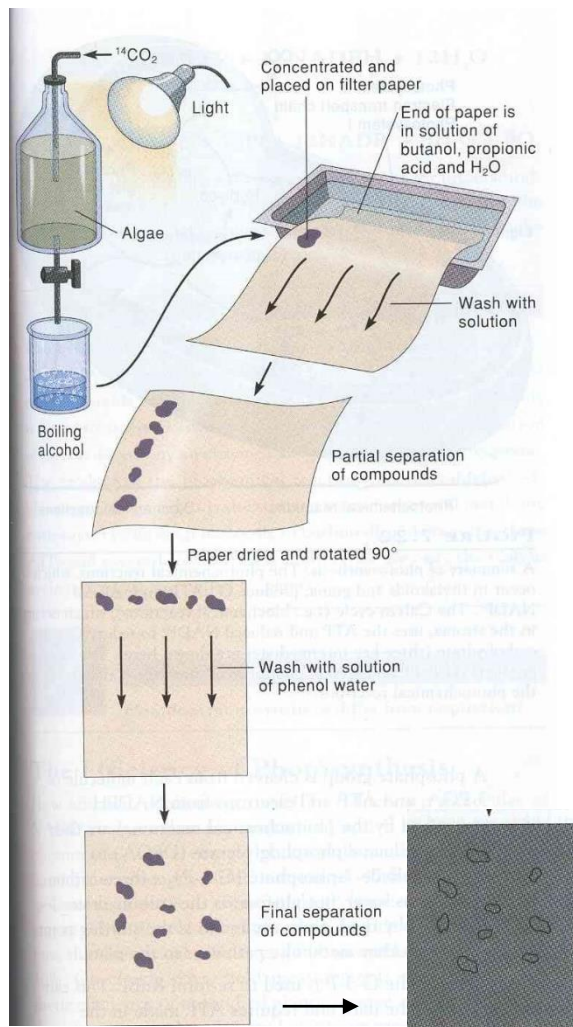
Taiz, L., Zeiger, E. (2002). Plant Physiology.



# Melvin Calvin i sur. 1950. g. (Nobelova nagrada 1961. g.)



*Chlorella*  
*Scenedesmus*

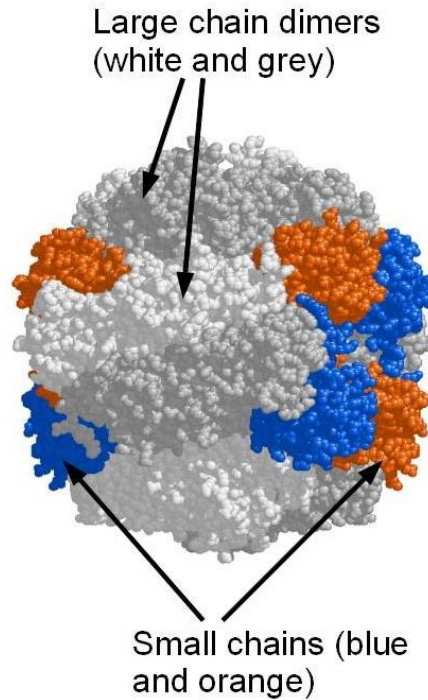


# Rubisco

~40% ukupnih topljivih proteina u listovima

$M_r = 560$  kDa

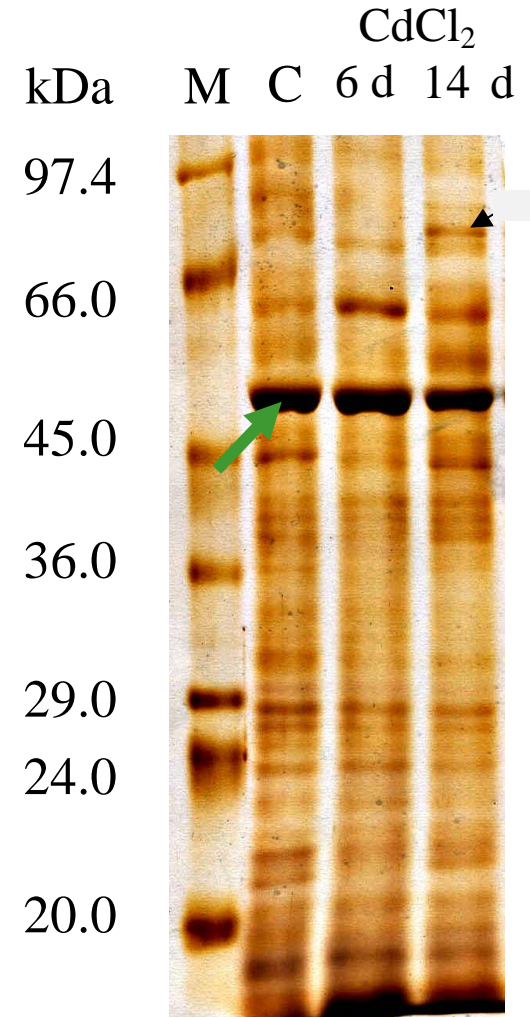
-8 velikih katalitičkih podjedinica (55 kDa) – 4 dimera  
-8 malih podjed. (14 kDa) – 4 dimera



-gen za malu podjedinicu (*rbcS*) - u jezgri  
-produkt je polipeptid sintetiziran na ribosomima citosola

-gen za veliku podjedinicu (*rbcL*) – u kloroplastu  
-sastavljanje Rubisco – u kloroplastu

## SDS-PAGE





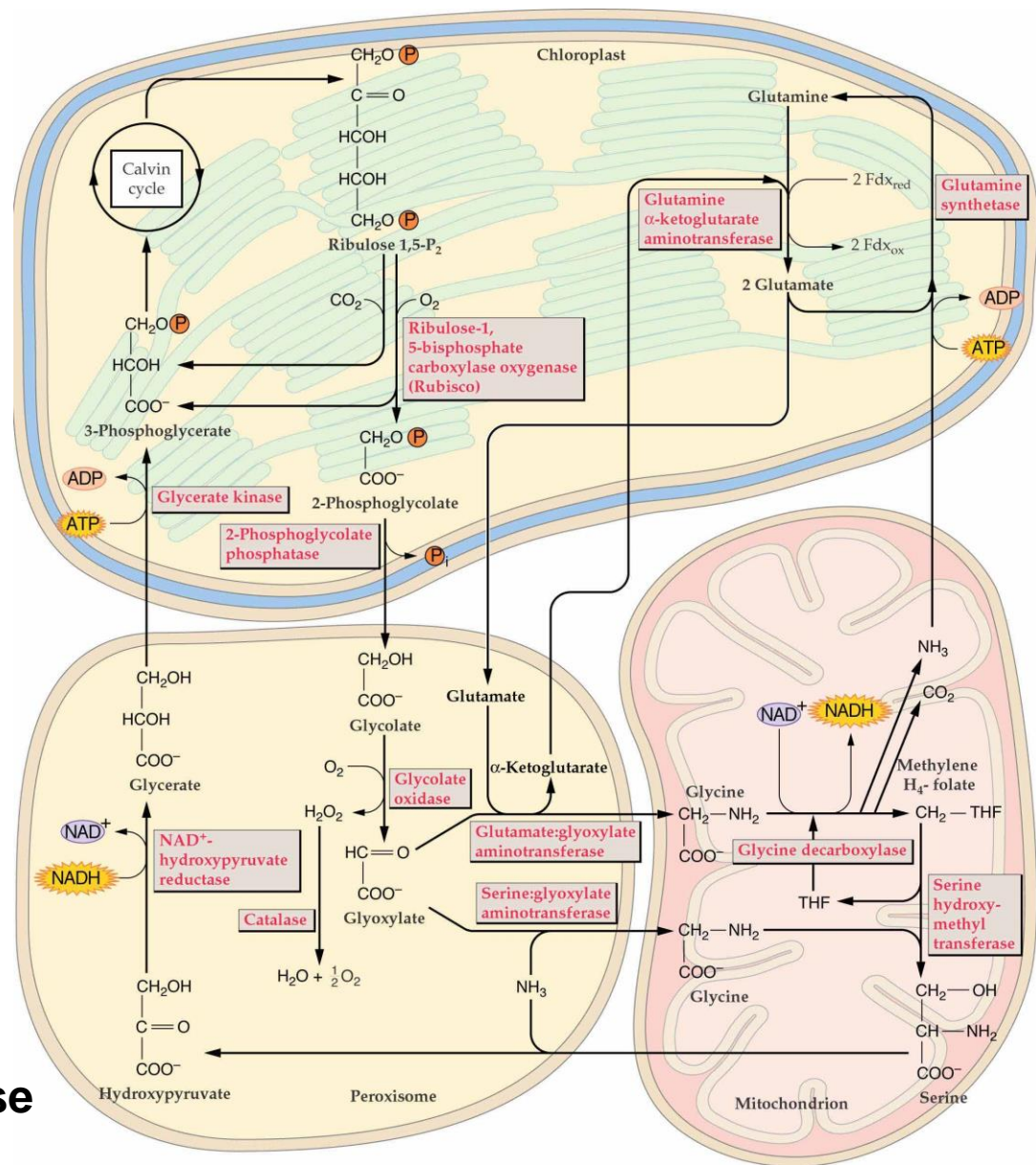
# C<sub>2</sub>-oksidativni fotosintetski ciklus ugljika (fotorespiracija)

-odvija se u kloroplastu, peroksisomu i mitohondriju

-"spašava" 75% ugljikovih atoma koji bi bili izgubljeni zbog oksigenazne reakcije Rubisco (2-fosfoglikolat se ne može koristiti u Calvinovom ciklusu)



**U ciklusu fotorespiracije dvije molekule 2-fosfoglikolata se pretvaraju u jednu molekulu 3-fosfoglicerata, oslobađa se jedna molekula CO<sub>2</sub>.**



Buchanan, B., Grissem, W., Jones, R. L. (2002). Biochemistry and Molecular Biology of Plants.

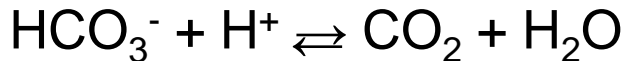
# CRPKE ZA CO<sub>2</sub>

-vodene biljke, jednostanične alge, cijanobakterije

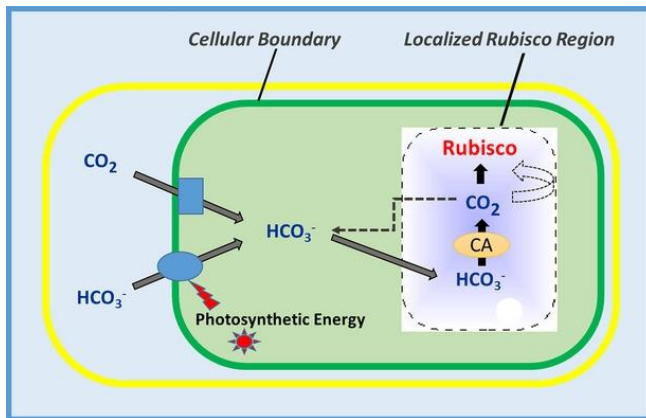
→ provode fotosintezu C<sub>3</sub> mehanizmom

-alge, cijanobakterije - niska stopa fotorespiracije, imaju **aktivni** mehanizam za primanje CO<sub>2</sub> i HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> koji koristi energiju ATP-a

-oslobađanje CO<sub>2</sub> djelovanjem karboanhidraze



→ povećanje koncentracije CO<sub>2</sub> u blizini enzima Rubisco

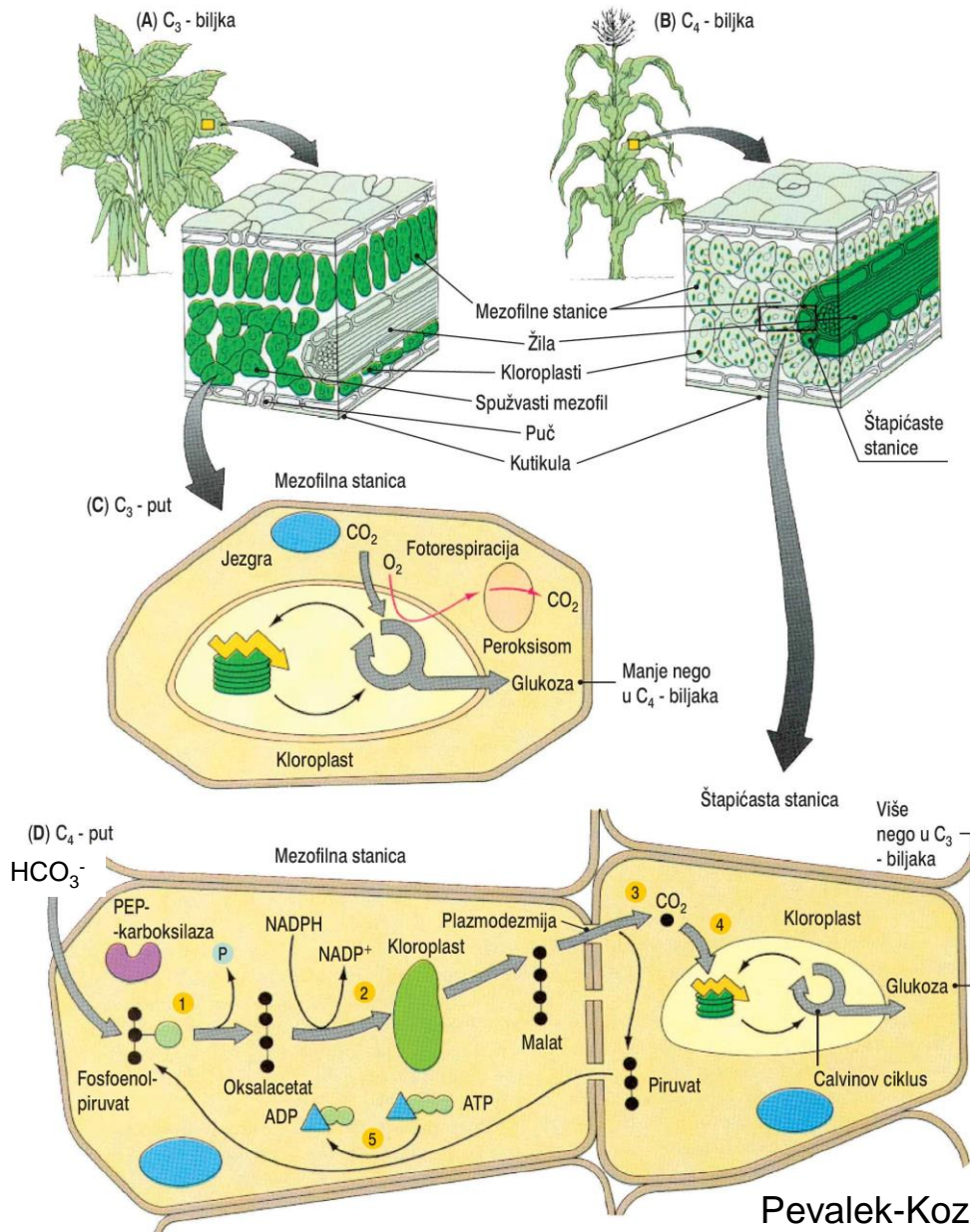


-aktivno primanje CO<sub>2</sub> i HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> u stanicu  
-oslobađanje CO<sub>2</sub> uz karboanhidrazu (CA)

Wang Y, Stessman DJ, Spalding MH (2015). The CO<sub>2</sub> concentrating mechanism and photosynthetic carbon assimilation in limiting CO<sub>2</sub>: how *Chlamydomonas* works against the gradient. *The Plant Journal* 82(3), 429-448.

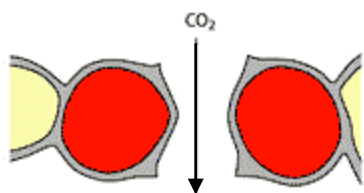


# C<sub>4</sub> FOTOSINTEZA

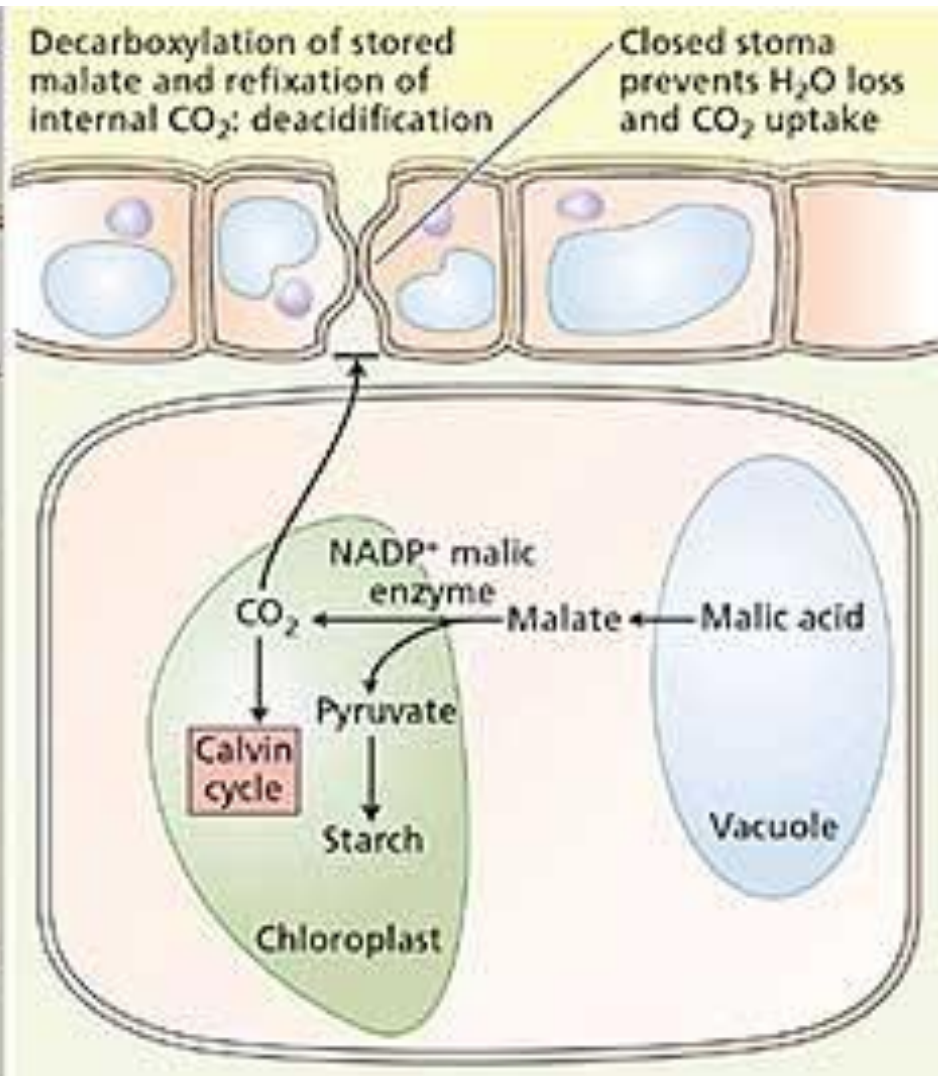
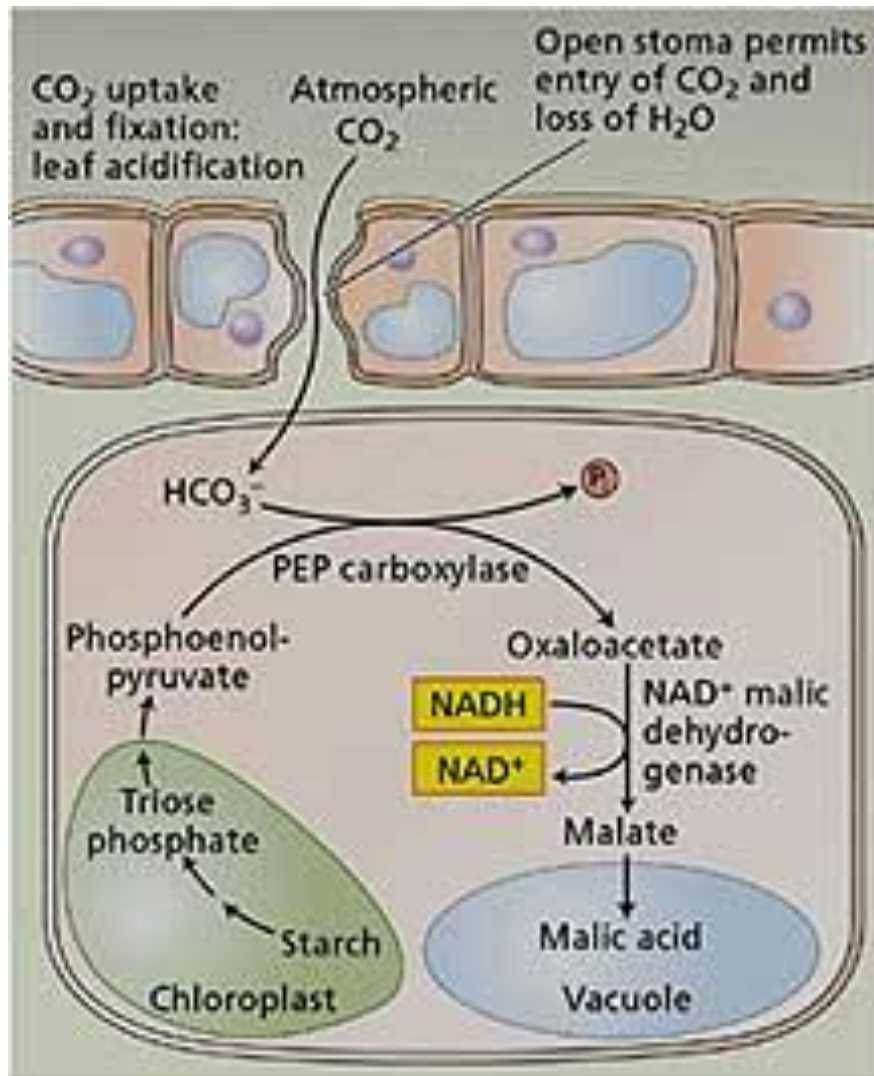
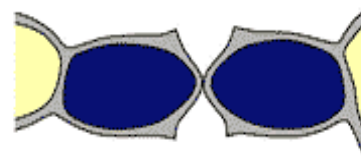


# CAM-fotosinteza

noć

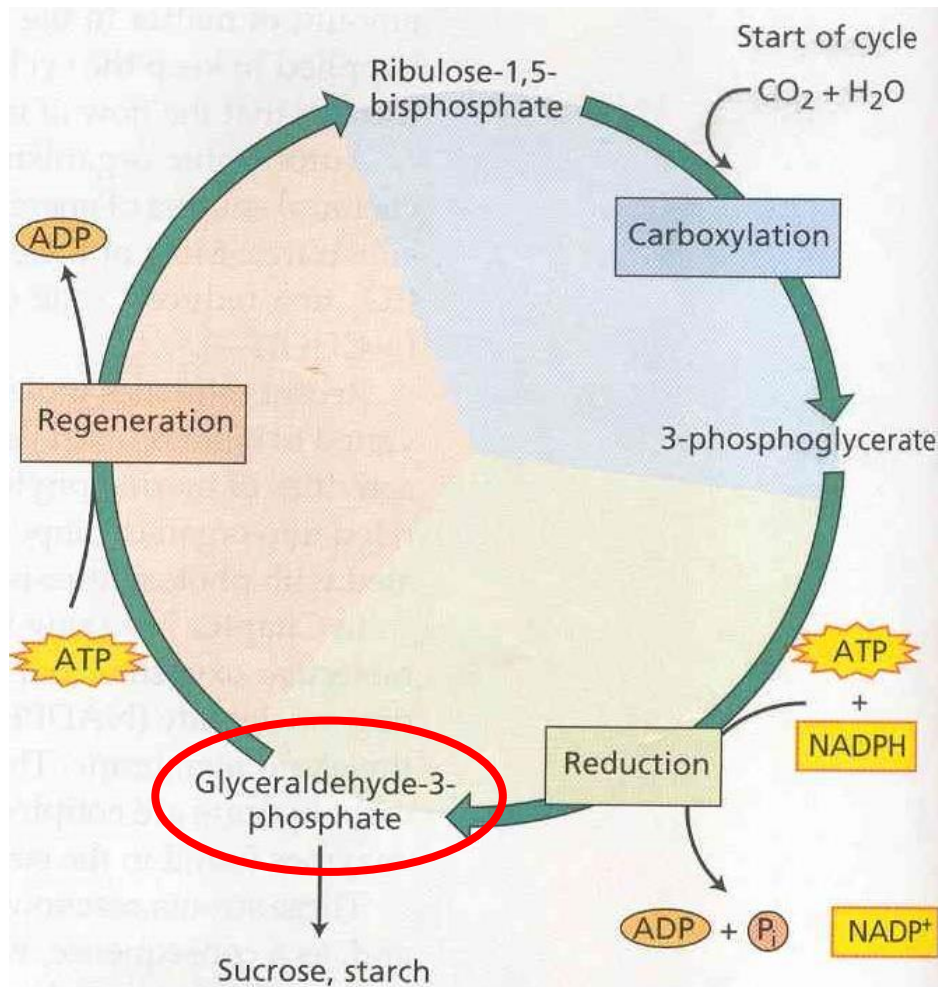


dan



# BIOSINTEZA ŠKROBA I SAHAROZE

-saharoza i škrob – sintetiziraju se iz trioza-fosfata koji nastaju u Calvinovu ciklusu



## Saharoza

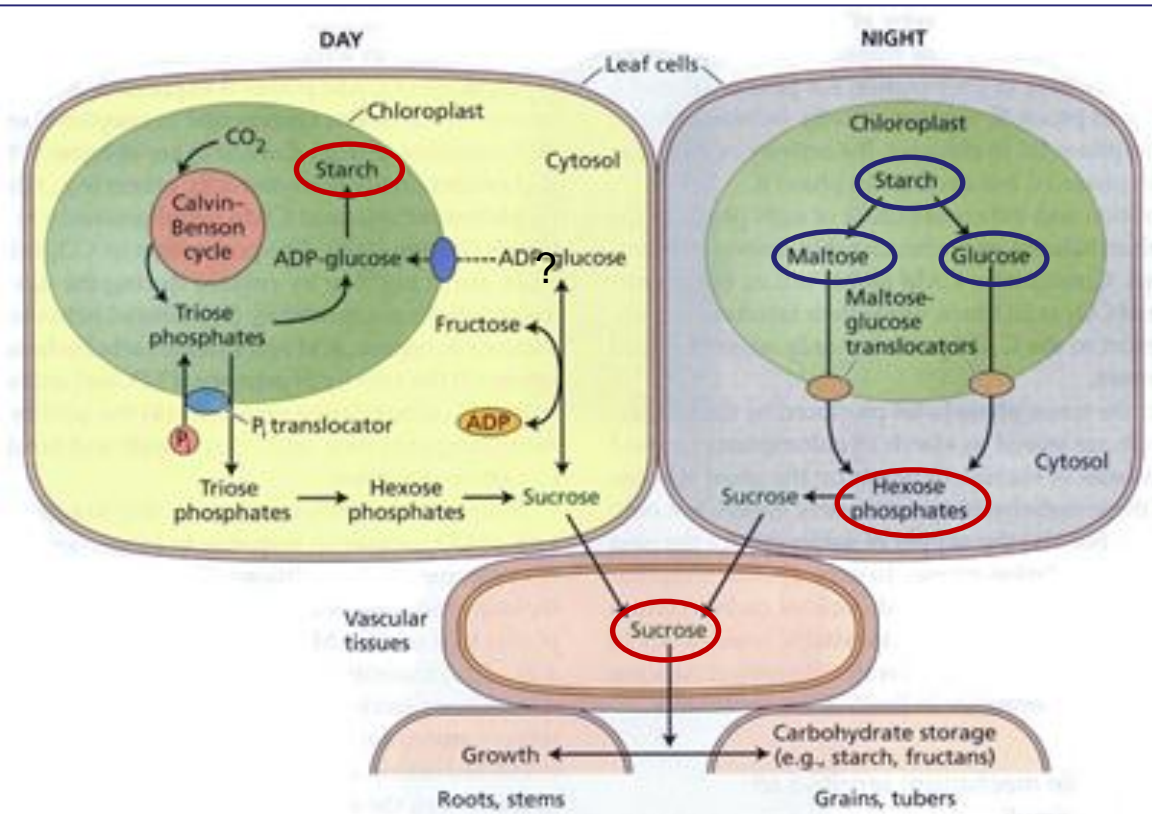
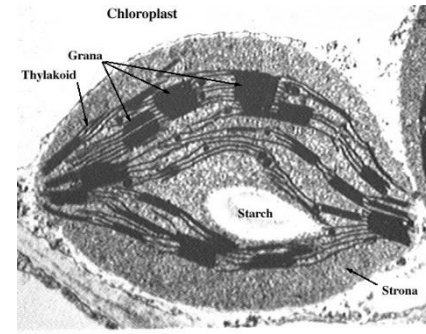
- izvor energije za stanične procese
- početna molekula za biosintezu staničnih strukturnih elemenata (npr. celuloze) i metabolita za stanične procese
- prijenos na velike udaljenosti
- ponekad spremišna tvar (u vakuolama spremišnih stanica manjeg broja biljaka, npr. šećerna repa, šećerna trska, mrkva)
- signalna uloga

## Škrob

- spremišna tvar (kloroplasti, amiloplasti)



# Biosinteza i raspodjela konačnih produkata fotosinteze (škroba i saharoze) tijekom dana i noći



Tijekom dana:

- biosinteza škroba u kloroplastu
- biosinteza saharoze u citosolu

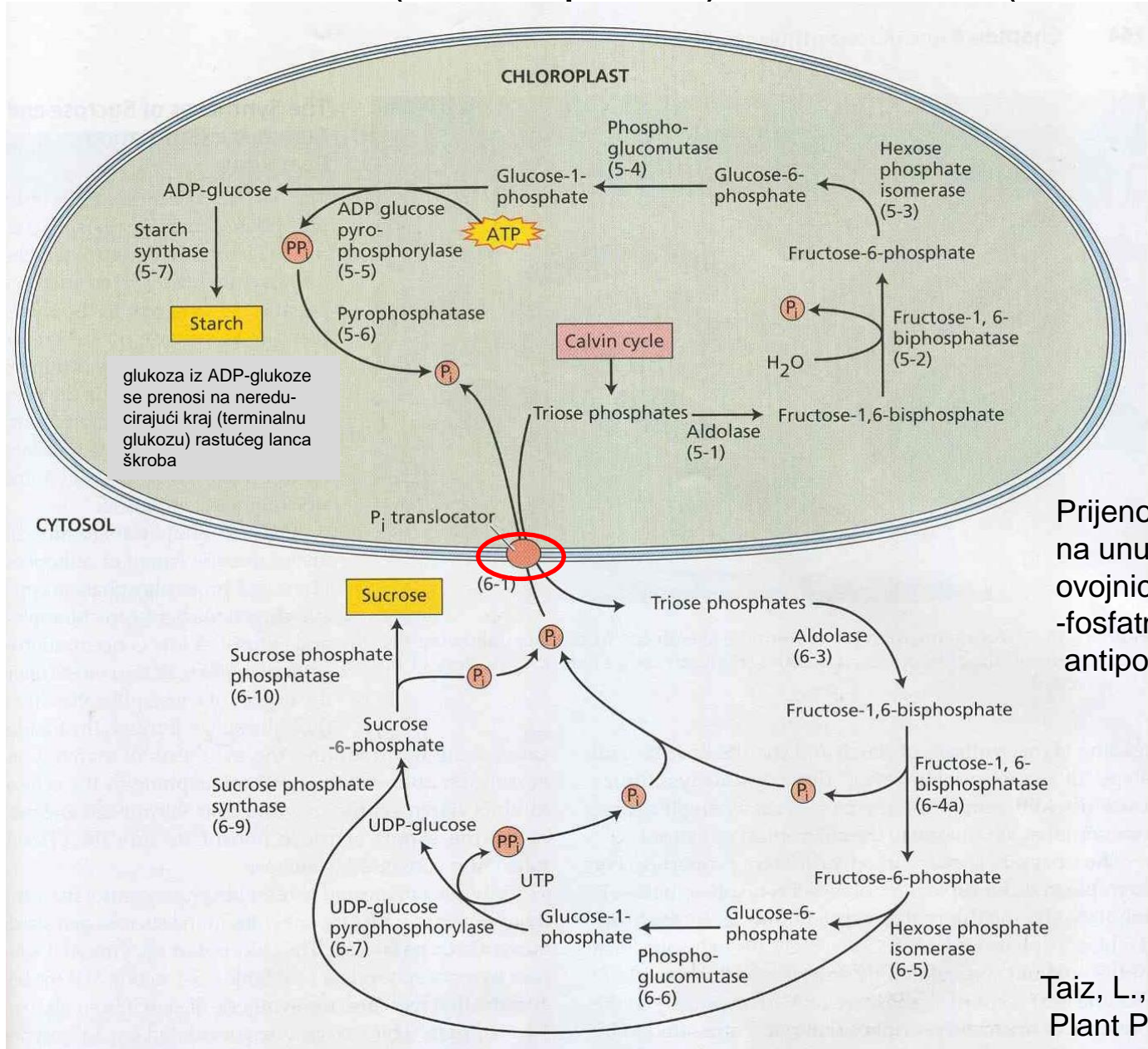
(iz trioza-fosfata)

Tijekom noći:

- razgradnja škroba u kloroplastu do maltoze i glukoze
- biosinteza saharoze u citosolu (iz hek-soza-fosfata)



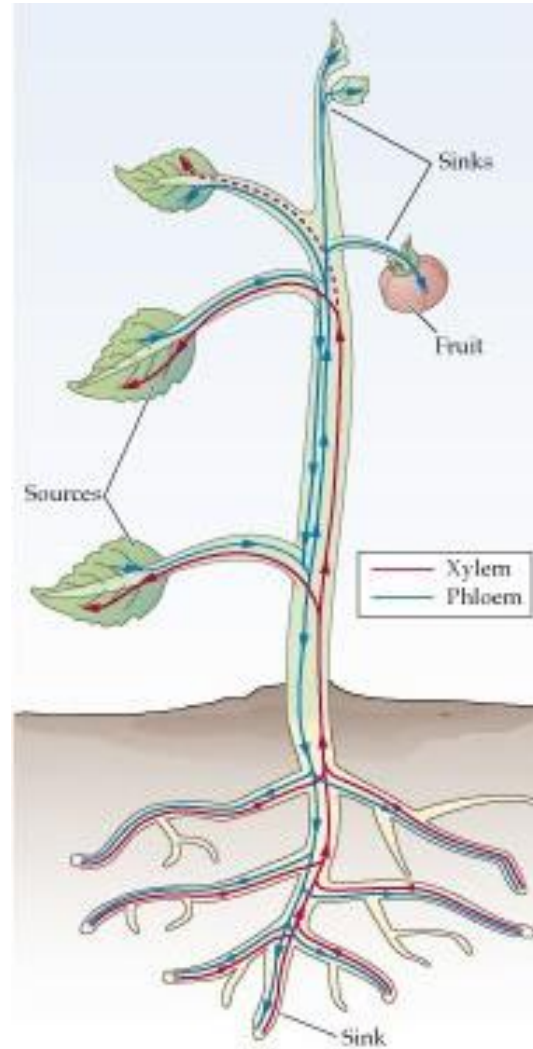
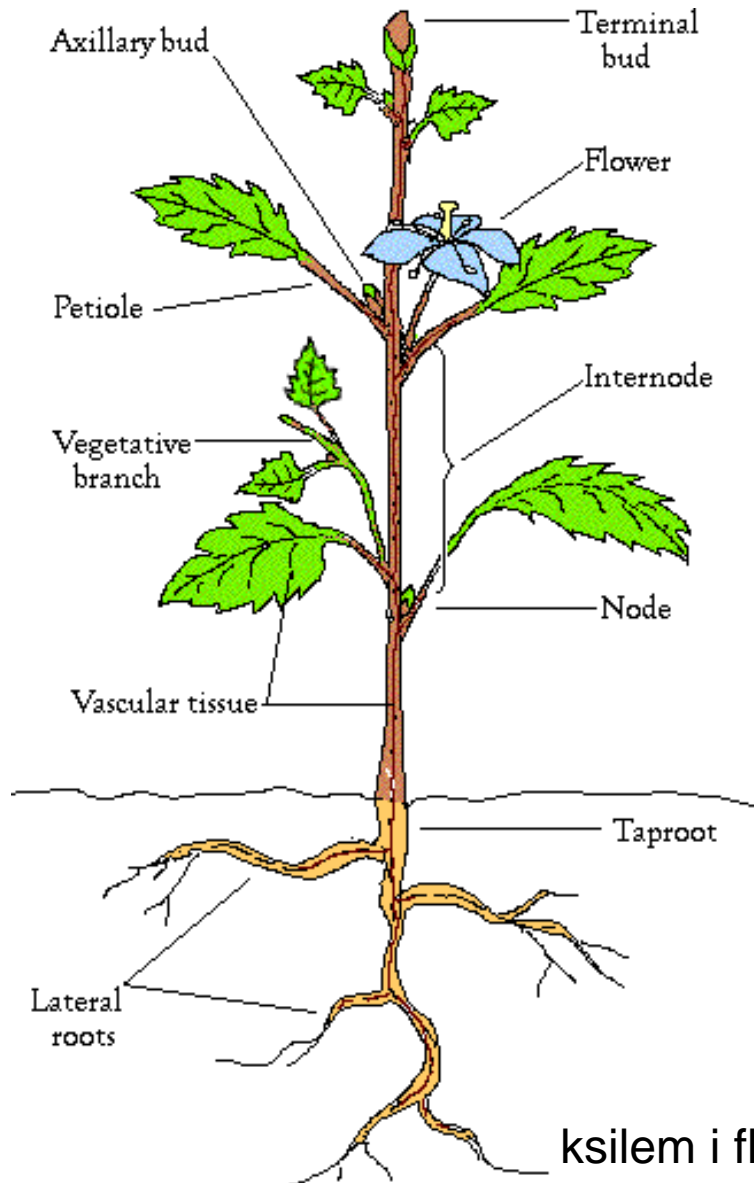
# Biosinteza škroba (u kloroplastu) i saharoze (u citosolu)



Prijenosnik trioza-fosfata – na unutrašnjoj membrani ovojnice kloroplasta -fosfatni/trioza fosfatni antiporter

Taiz, L., Zeiger, E. (2002). Plant Physiology.

# PRIJENOS ASIMILATA U BILJCI

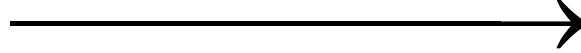


Buchanan, B., Gruissem, W., Jones, R. L. (2002). Biochemistry and Molecular Biology of Plants.

ksilem i floem – razlike u strukturi i funkciji

# SMJER FLOEMSKOG PRIJENOSA

“IZVOR”



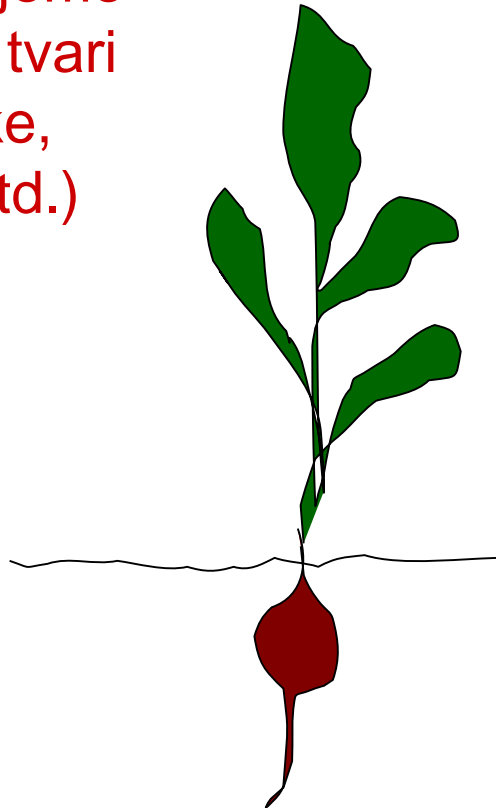
“IZLJEV”

područje snabdijevanja

područje metabolizma  
i/ili skladištenja

- fotosintetizirajući listovi
- spremišni organi u vrijeme mobilizacije pričuvnih tvari (stabla, korijenje, supke, endosperm, gomolji, itd.)

- svi biljni dijelovi koji rastu (vršni meristemi, kambij), spremišni organi u vrijeme punjenja (korijen, gomolj, stabljika), plodovi u razvoju, sjemenke



Izvor?

Izljev?



# TVARI KOJE SE PRENOSE FLOEMOM

-saharoza (0,3-0,9 M)

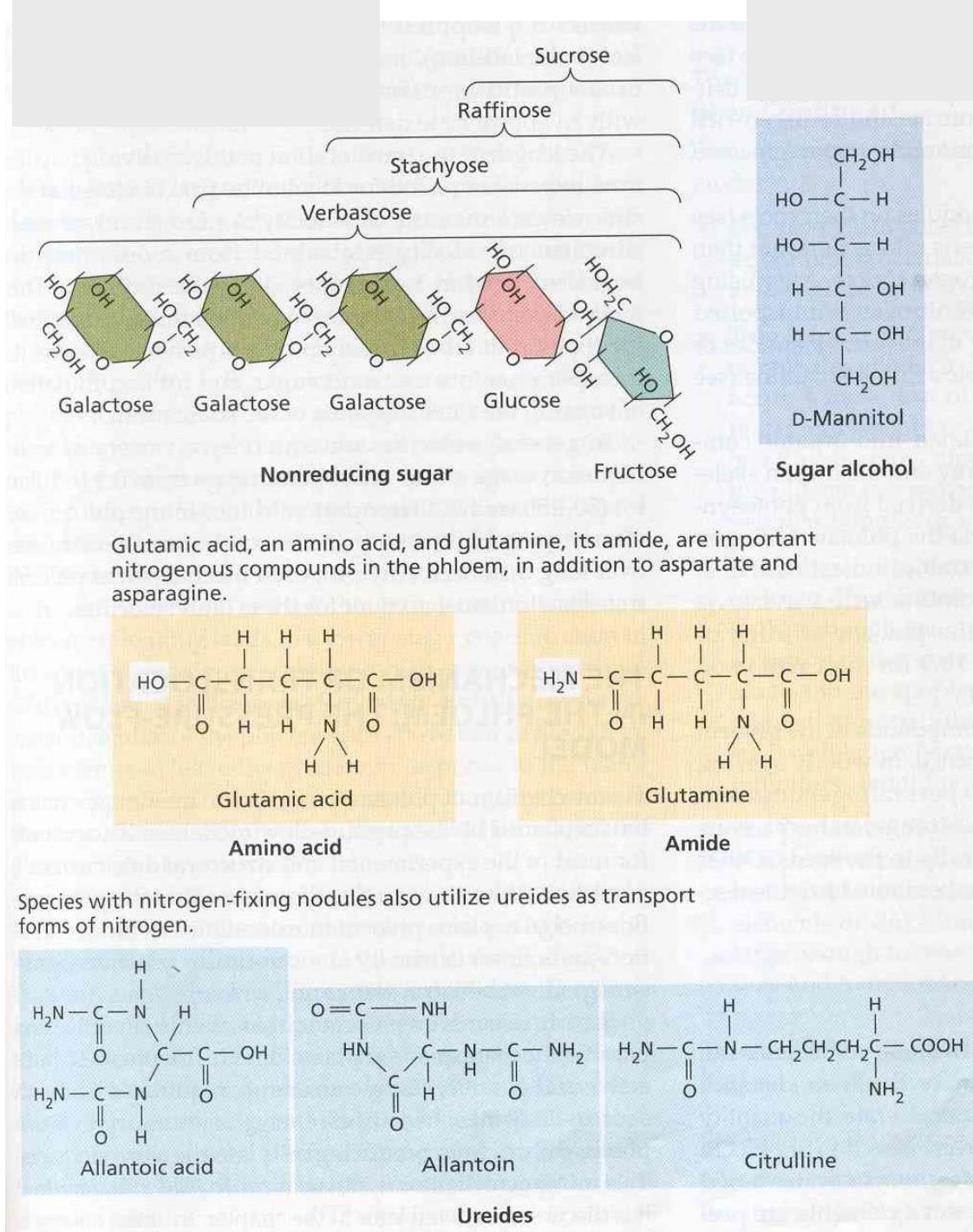
-aminokiseline

-proteini (P-protein, proteinske kinaze, tioredoksin, i inhibitori proteaza)

-hormoni

-neki anorganski ioni ( $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $PO_4^{3-}$ ,  $Cl^-$ )

-slabije mobilni su  $NO_3^-$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $SO_4^{2-}$  i  $Fe^{2+}$





# ISTRAŽIVANJA FLOEMSKOG PRIJENOSA I SASTAVA FLOEMSKOG SOKA

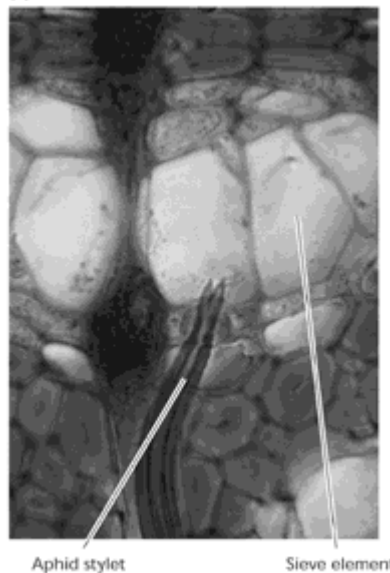
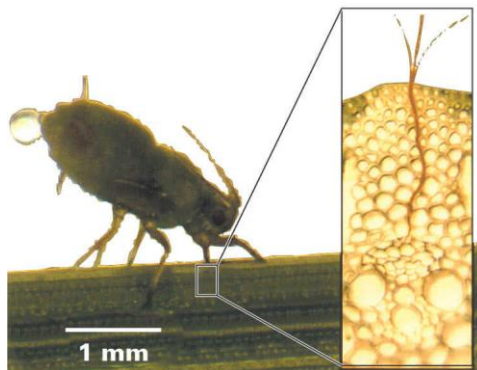
## Istraživanje kretanja floemskog sadržaja po biljci:

-praćenje kretanja šećera obilježenog radioaktivnim ugljikom

## Prikupljanje floemskog sadržaja u svrhu analize sastava

-pomoću rilca biljnih uši

(A)



Buchanan, B., Gruissem, W., Jones, R. L. (2002). Biochemistry and Molecular Biology of Plants.

# MODEL TLAČNE STRUJE

Ernst Münch 1930. god. – strujanje otopine u sitastim elementima se ostvaruje uslijed gradijenta tlaka ( $\Delta\Psi_p$ ) između izvora i izljeva

-kritosjemenjače

$$\Psi = \Psi_{\pi} + \Psi_p$$

razlika tlaka između izvora i izljeva: 0,12-0,46 MPa

