

Fotosünteesi

pimereaktsioonides toimub

1) CO₂ sidumine
aktseptorile
(karboksüülimine)

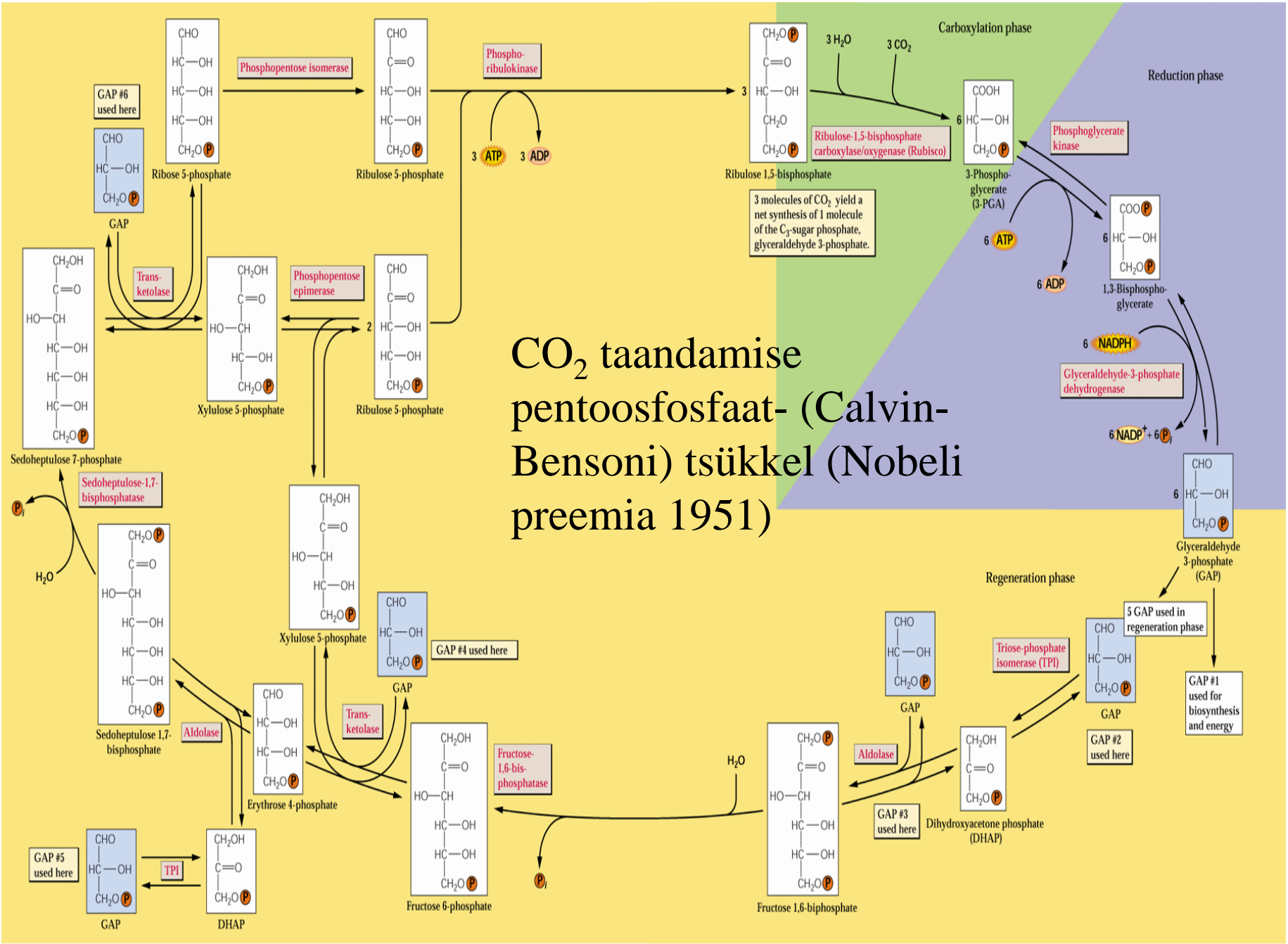
2) tekkinud produkti
fosforüülimine

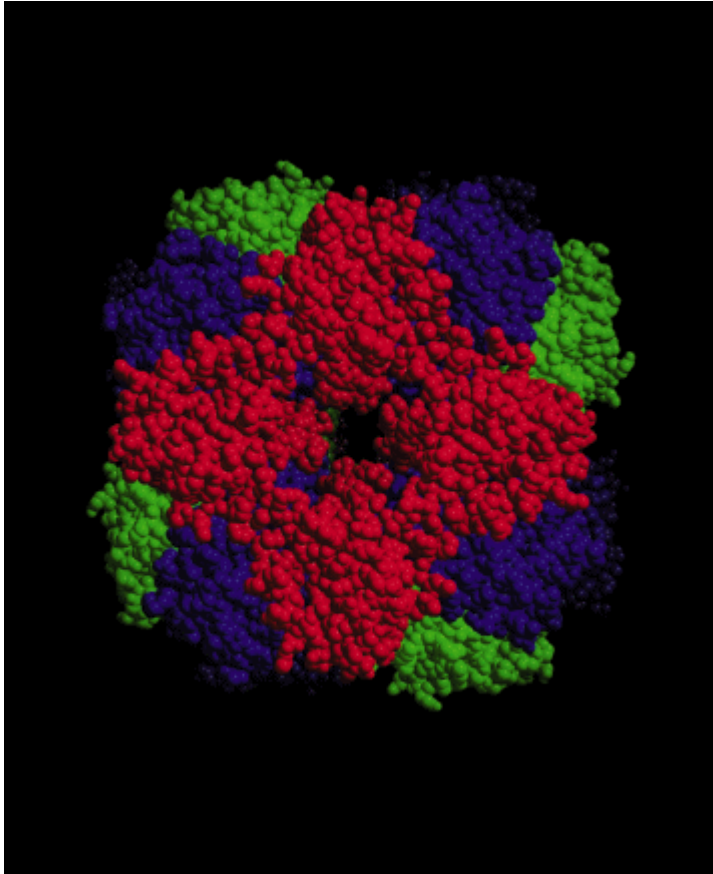
3) produkti taandamine

4) lõpp-produkti
väljaviimine tsüklist

5) CO₂ aktseptori re-
süntees

CO₂ taandamise pentoosfosfaat- (Calvin-Bensoni) tsüklil (Nobeli preemia 1951)

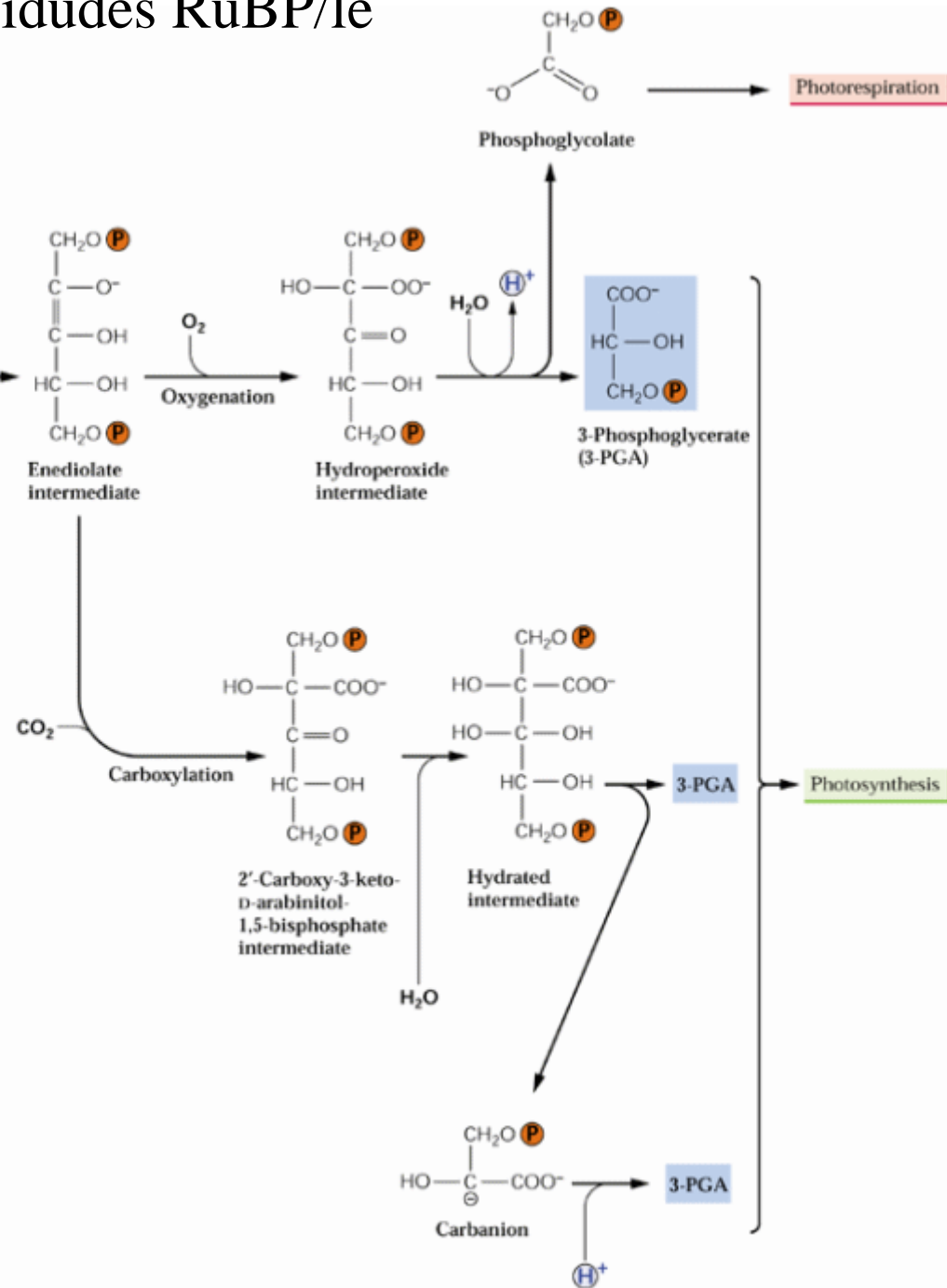


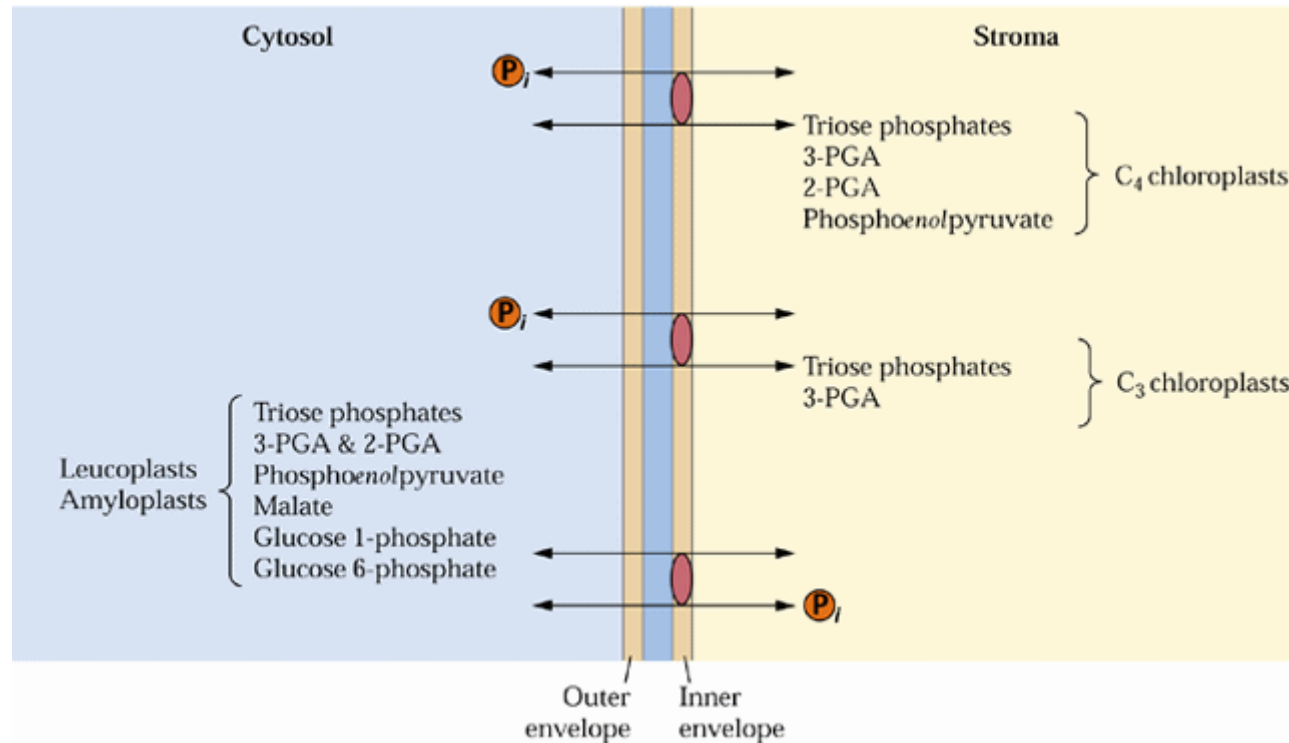


Ribuloosbisfosfaadi karboksülaas-oksügenaas on väga suur valk, mis koosneb 8-st suurest 56 kDa ja 8-st väikesest 15 kDa subühikust (kokku 560 kDa). Ensüümil on kaheksa aktiivsaiti, mis töötavad erakordselt aeglaselt, k_{cat} umbes 3 x sekundis. “Karboksülaas” tähendab CO_2 sidumist ribuloos-bisfosfaadile (RuBP-le), “oksügenaas” aga O_2 sidumist RuBP-le.

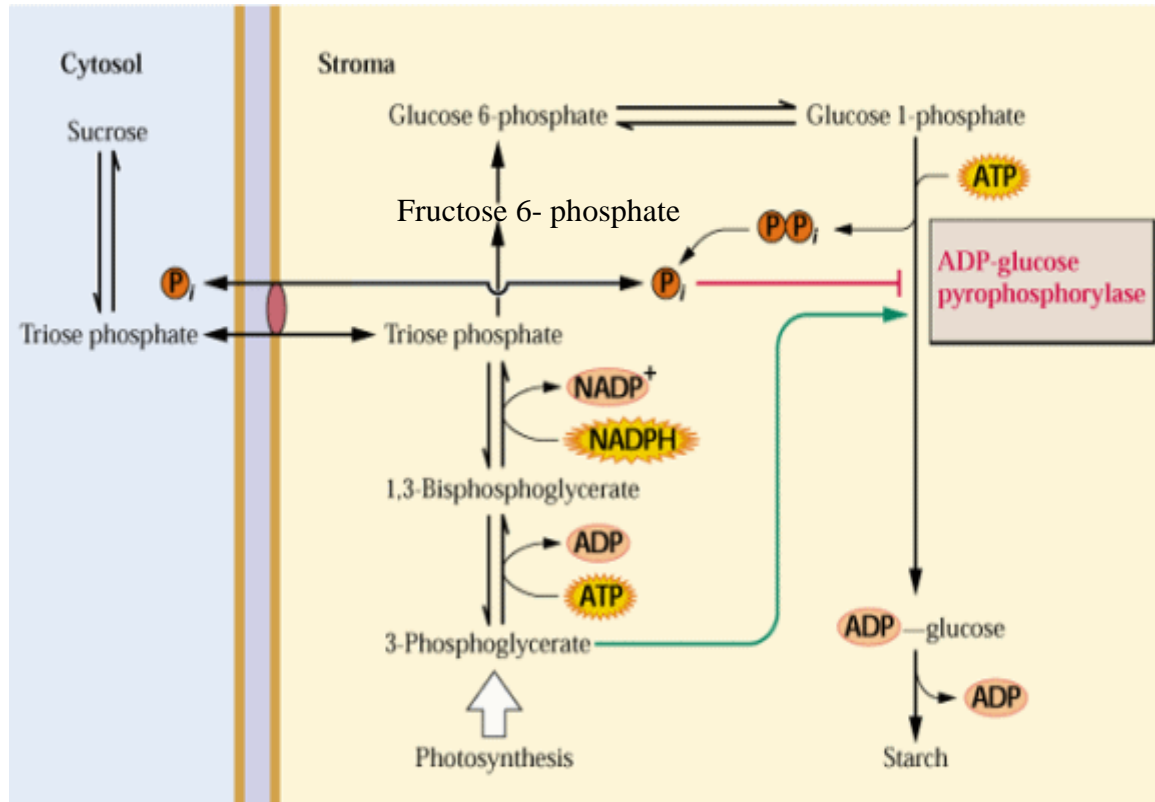
Rubisco on mittespetsiifiline, sidudes RuBP/le kas CO₂ või O₂

Rubisco reaktsioon. RuBP viiakse enoolvormi, mille keskosa avaneb substraadile. Seostub kas CO₂ või O₂. Esimesel juhul tekib 2 PGA-d, mis taandatakse, teisel juhul PGA ja PGI (fosfoglükolaat). Viimane metaboliseerub, eraldades CO₂, mis on “fotohingamine”

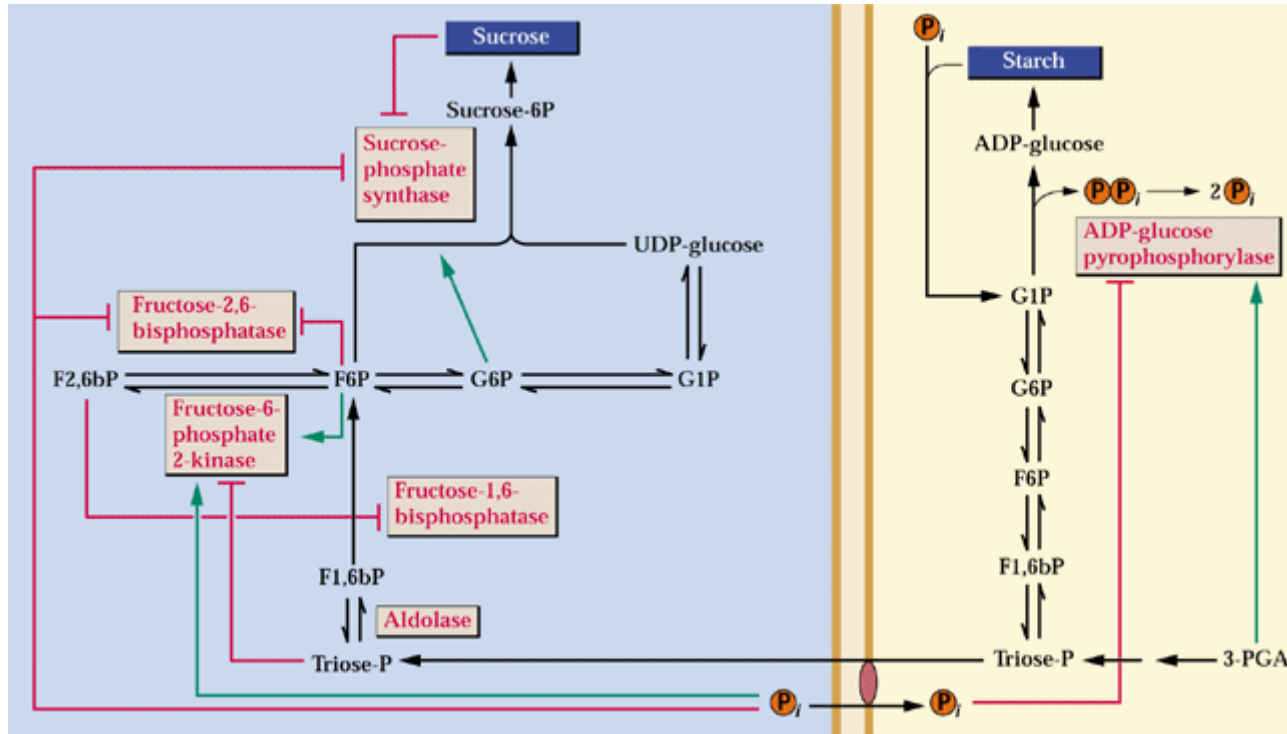




PCR tsükli produktid PGA ja eriti Trioosfosfaadid viiakse kloroplastist välja fosfaat-translokaatori abil. Fosfori üldhulk kloroplastis on konstantne (aeglaselt muutuv). Iga väljaviidud trioosfosfaadi vastu siseneb üks “anorgaaniline” fosforhappe jääk P_i . Fosfori konstantsus kindlustab osmootse rõhu (=molekulide arvu) konstantsuse kloroplastis

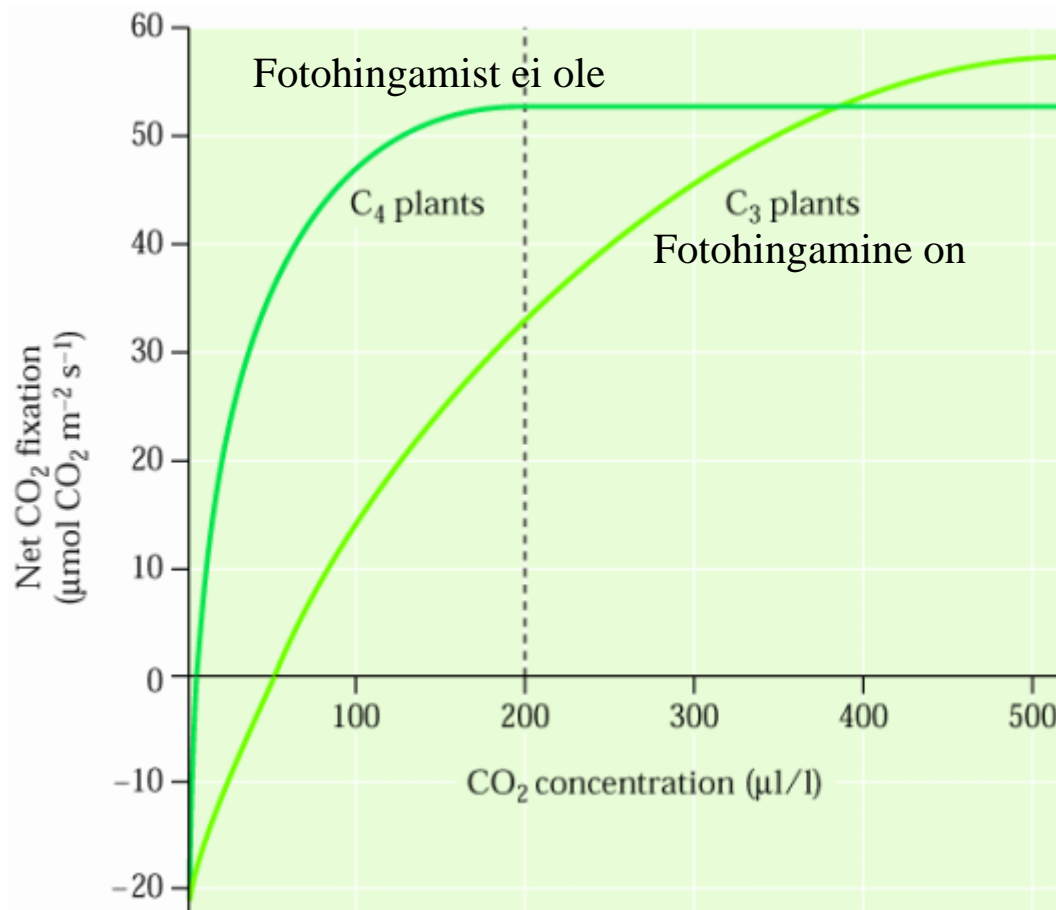


Tärklise süntees toimub kloroplastis, kus päeval kogunevad tärkliseterad. Öösel need hüdrolyüsitakse ja vabanev glükoos (või trioosfosfaadid?) väljub kloroplastist. Tärklise süntees vajab ATP-d ja selle ahela tähtsaim ensüüm ADP glükoosi pürofosforülaas on allosteeriliselt aktiveeritav PGA, F6P ja trioosfosfaatide poolt

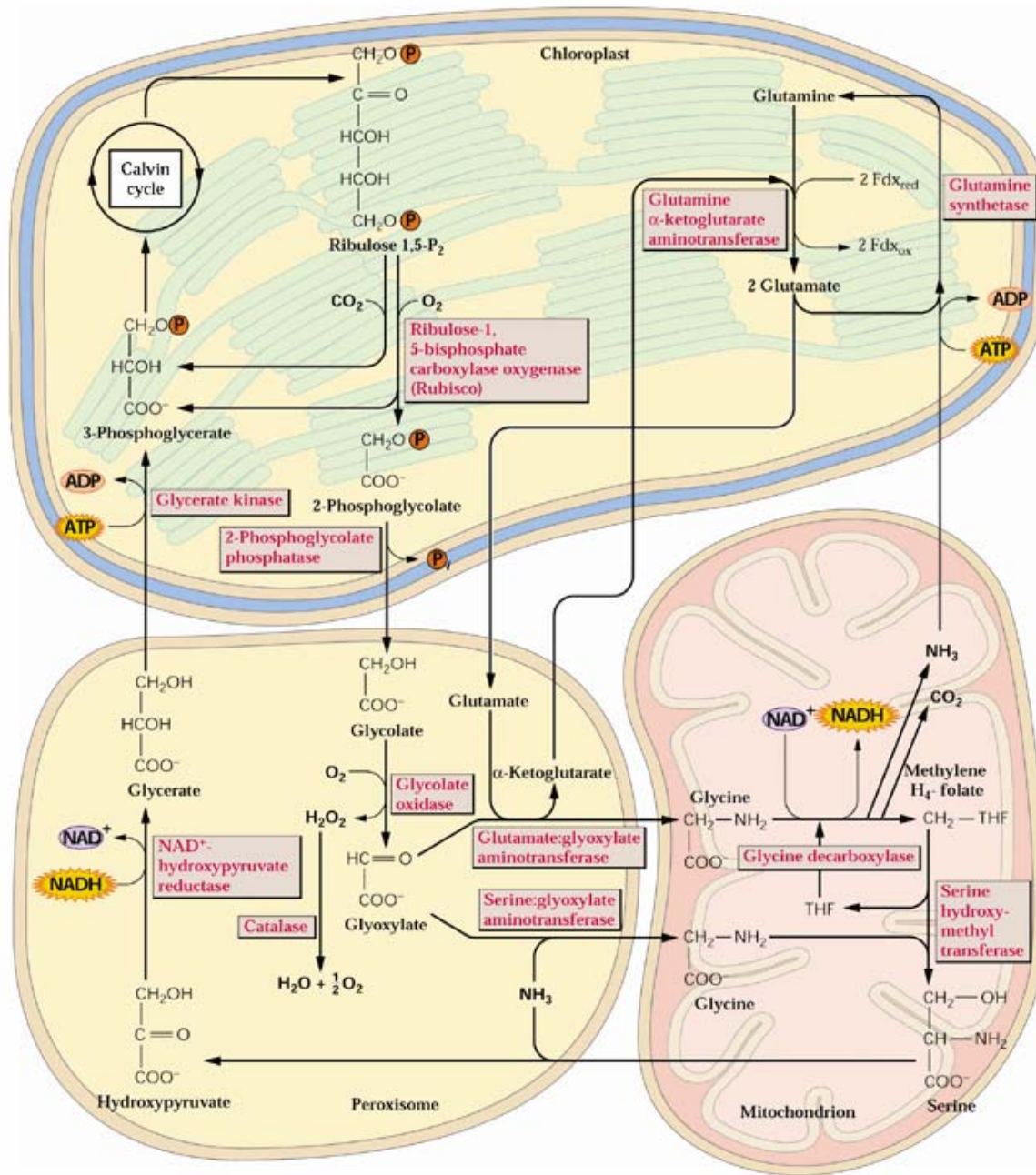


Sahharoosi süntees toimub tsütosoolis P-translokaatori kaudu väljatoodud trioosfosfaatidest. Sahharoosi sünteesi kiirust reguleerib tsütosooli F6BPas, mis blokeeritakse “valevõtme” põhimõttel F2,6BP molekuliga. Viimase süntees ja lagundamine on reguleeritavad trioosfosfaatide ja P_i tasemega. Kõrge T3P ja madal P_i viivad inhibiitori taseme alla, madal T3P ja kõrge P_i aga tõstavad seda. Nii hoitakse sahharoosi sünteesi kiirus tasakaalus fotosünteesi kiirusega.

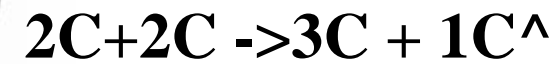
Fotohingamine. Mis saab siis kui RuBP reageerib CO₂ asemel O₂-ga?

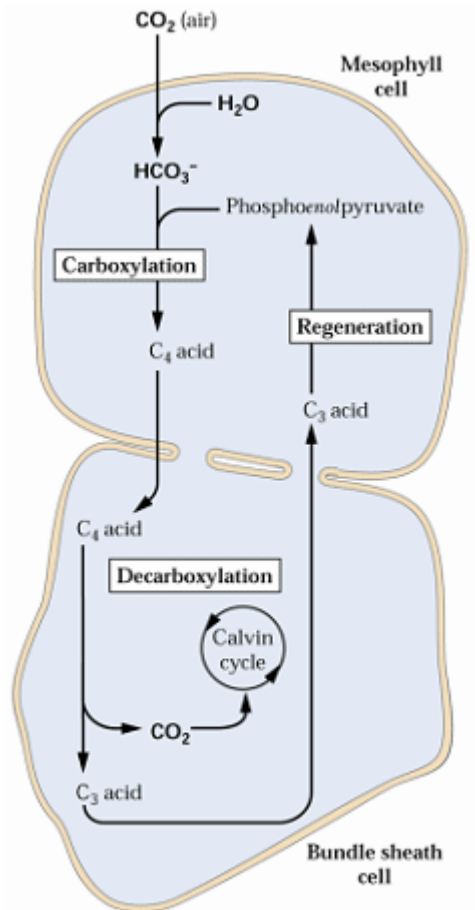


Fotohingamine avastati kui valguse käes toimuv CO₂ eraldumine, mis on palju kiirem kui tavaline pimedas toimuv hingamine

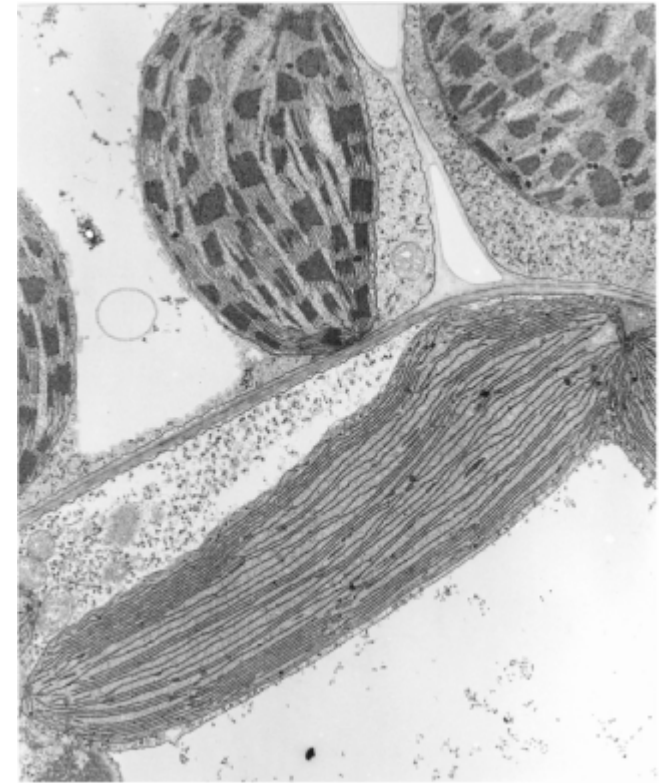
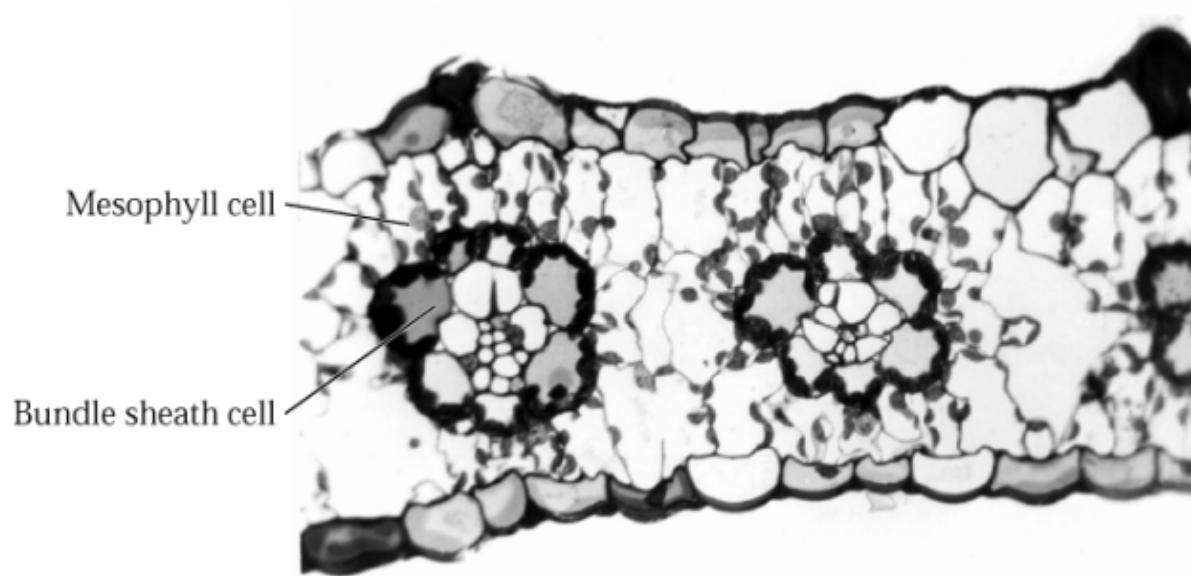


Fotohingamise metabolismis osalevad kloroplastid, peroksisoomid ja mitokondrid. Aminorühma ülekanne seob glükolaadi metabolismi N taandamisega. NAD taandamine toimub mitokondrites, kus seda saab kasutada ATP sünteesiks. CO₂ eraldub mitokondris, nagu tavalises “pime” hingamises. Lihtsustatult:

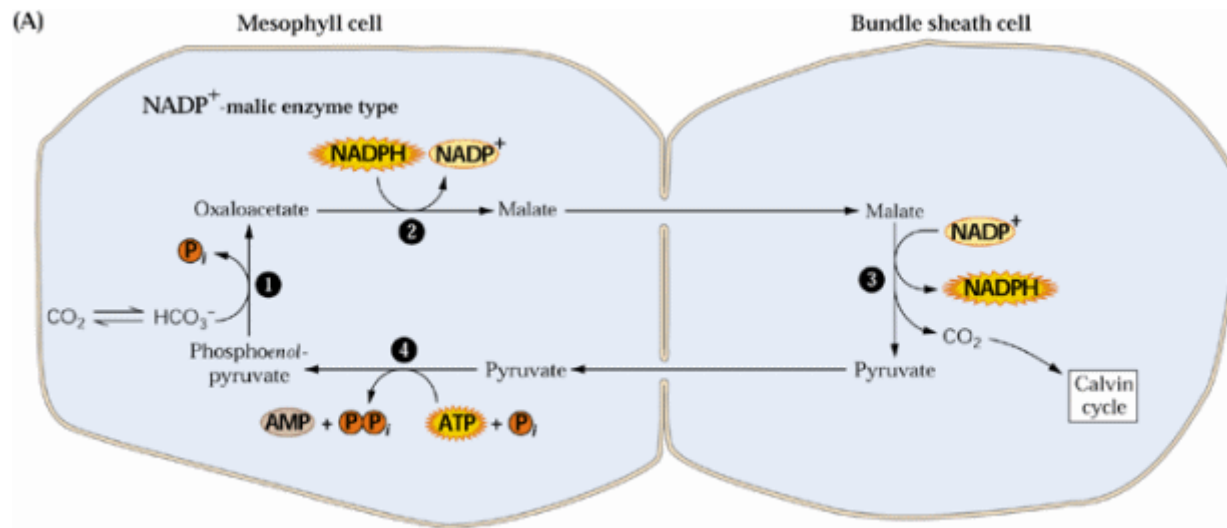




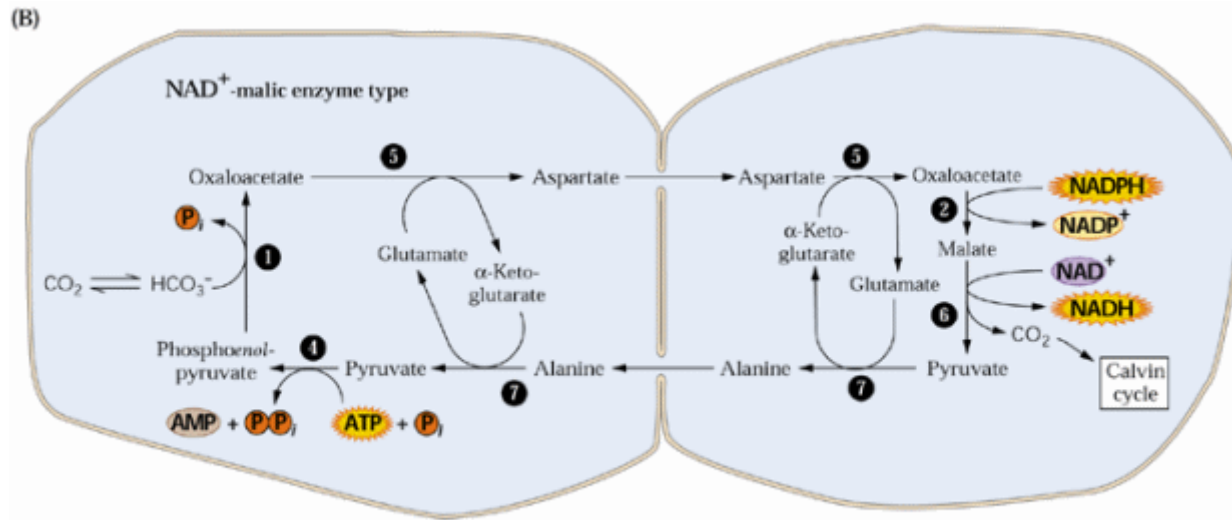
“C₄ fotosüntees” on põhimõtteliselt tavalise, C₃ fotosünteesi heaks töötav CO₂ pump. CO₂ seotakse mesofüllirakkudes PEP-karboksülaasi abil fosfo-enool püruvaadile (PEP), moodustub C₄ hape (malaat, aspartaat). C₄ hape difundeerub juhtkimbu pärjarakkudesse, kus dekarboksüülitakse, eraldades CO₂. CO₂ koguneb kõrges kontsentratsioonis, sest difusioonitakistus pärjarakkudest välja on suur. Järelejäänud C₃ hape (püruvaat) difundeerub mesofüllirakkudesse tagasi, kus fosforüülitakse 2ATP kulul, et uuesti moodustuks aktseptor PEP



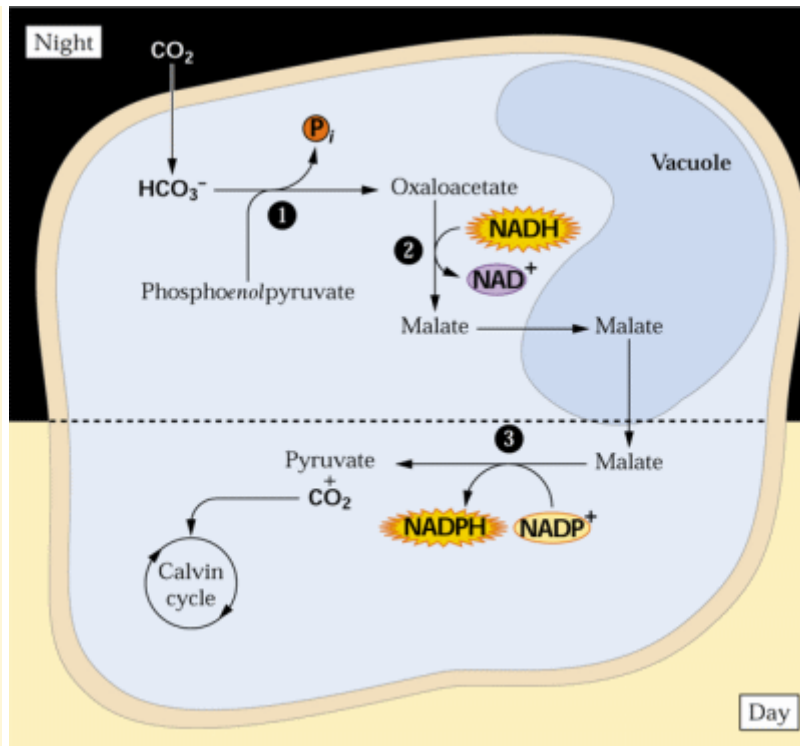
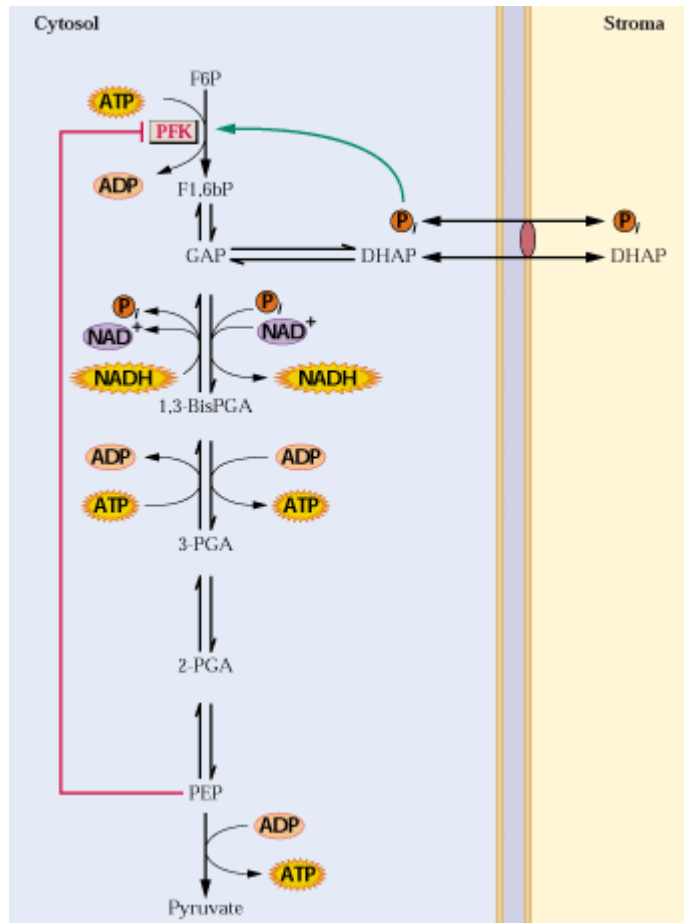
Kranz-anatoomia. C_4 taimede mesofüllirakkude ja pärjarakkude vahel on pidev tihe rakukest, millest läbi pääseb vaid plasmodesmide kaudu. Orgaanilise happed siiski difundeeruvad, sest nende kontsentratsioon on 10 - 20 mM. CO_2 kontsentreerub pärjarakkudes kuni 150 μM tasemeni, mis ei ole väljadifundeerumiseks piisav. Kranz-anatoomia on absoluutselt vajalik C_4 mehhanismi efektiivseks funktsioneerimiseks.



C₄ fotosünteesi on mitu tüüpi. NADP-malic enzyme tüüpi puhul (mais, sorgo, suhkrupilliroog) PEP karboksüülimisel tekkinud oksaalatsetaat taandatakse malaadiks, mis difundeerub pärjarakkudesse ja dekarboksüülitakse seal NADP seoselise malic ensüümi abil. Sel juhul aga CO₂ eraldumist saadab NADP taandamine, nii et koos CO₂ -ga imporditakse pärjarakkudesse ka NADPH. Kuna seda ei saada vajaliku koguse ATP süntees, on nüüd pärjarakkudes 2NADPH/3ATP stöhiomeetria rikutud. Seda tüüpi taimedes toimun pärjarakkudes ainult ATP süntees tsüklises elektrontranspordis, vee lagundamist ja NADPH sünteesi ei toimu. Fotosüsteem II puudub pärjarakkudes üldse.



NAD-malic enzyme tüüpi puhul (Amaranthus) PEP karboksüülimisel tekkiv oksaalatsetaat transamineeritakse aspartaadiks, mis difundeerub pärjarakkudesse ja seal kõigepealt deamineeritakse. Tekkiv oksaalatsetaat taandatakse pärjarakkudes malaadiks, mis dekarboksüülitakse NAD-seoselise malic ensüümi abil. Nüüd saadab CO₂ eraldumist NADPH oksüdeerimine ja NAD taandamine, nii et summarselt reduktiivjõudu ei impordita koos CO₂ -ga. Aminorühm viiakse mesofüllil tagasialaniinil. Pärjarakkudes on 2NADPH/3ATP stöhhiomeetria täidetud ja funktsioneerivad mõlemad fotosüsteemid.



CAM metabolism, kaktustes. Öösel glükolaatse raja kaudu sünteesitakse PEP, mis karboksüülitakse sidudes CO₂ ja tekkinud malaat salvestatakse vakuoolis. Õhulõhed on avatud. Päeval malaat dekarboksüülitakse ja tekkinud CO₂ kasutatakse tavalise C₃ fotosünteesi substraadina. Õhulõhed on päeval suletud, fotosüntees toimub sisemise CO₂ arvel.