Elõszó

A napfény és a zöld növények annyira hozzátartoznak mindennapi életünkhöz, hogy természetes jelenlétükre gyakran oda sem figyelünk. Márpedig a széleskörû változatosságában kibontakozó földi életet a napfény tartja fenn, más szóval mulandó földi létünk kozmikus energiát használ. A kozmikus sugárzás és a földi lények “fénybõl szõtt” élete közti kötelékben az összekötõ kapocs a növényvilág, vagy ahogy még mondani szokták, zöld rabságban élünk, hiszen a növények által átalakított fényenergiával jön létre minden táplálékunk és a belélegzett oxigén, valósul meg otthonaink melegítése és gépeink mûködtetése. Mindezt a növények legjellegzetesebb életmûködése, a fotoszintézis teszi lehetõvé.

Jelen könyv, mint a növények szemmel nem látható életét feltáró sorozat elsõ kötete, a fotoszintézis területén ezredfordulói összefoglalója szeretne lenni a klasszikus élettani alapokra épült modern molekuláris növénybiológiai ismeretek kibontakozásának. Ugyanakkor a rohamosan fejlõdõ tudomány világában hiánypótló és ismeretfelfrissítõ összefoglalóként ajánljuk az erdélyi magyarság számára, tekintve, hogy helyi viszonylatban az utolsó magyar nyelvû növényélettani szakkönyv 1977-ben jelent meg, azóta pedig sokminden megváltozott és temérdek újdonság gyûlt fel a természettudományok e dinamikus területén. A korszerû és egyben idõtálló ismeretek összegyûjtése, rendszerezése és szelektálása nem kis munka, de fölöttébb izgalmas és érdekes, egy-egy új eredmény pedig megannyi újabb ismeretlent tár elénk. Mindezek alapján a teljesség igénye nélkül próbáltuk meg összegezni azt, amit a növények fotoszintéziséről az elméleti megalapozás és a gyakorlati alkalmazások szempontjából érdemes lenne megismerni.

A növények anyagcseréjének élettana és ezen belül a fotoszintézis vizsgálata olyan elemzõ és összegezõ kísérleti tudományág, amely nélkülözhetetlen kapcsolatban van a biokémiával, a sejtbiológiával, a biofizikával, a molekuláris genetikával, a növény-szervezettannal, az ökológiával, az agrártudományokkal és a természet-tudományok számos más ágazatával. Jelenleg a kutatómunka döntõen molekuláris szinten zajlik, az eredmények kiértékelésekor azonban nem szabad szem elõl veszíteni, hogy a növények egységes élõ szervezetek, melyek beilleszkednek változatos környezetükbe és teljes fejlõdésük során fenntartják dinamikus belsõ egyensúlyukat.

A növényélettani ismeretek nemcsak a körülöttünk levõ világról kialakuló nézeteinket hozzák egyre közelebb az objektív valósághoz,

hanem alapul szolgálnak olyan gyakorlati szakterületek számára is, mint a gabona-, zöldség- és gyümölcstermesztés, az erdõgazdálkodás, a növénynemesítés, a növényi gyógyszer-alapanyagok elõállítása, a fûszer- és illatszeripar, az állatok minõségi takarmányozása, a településrendezés és parktervezés, számos ipari termék biotechnológiai elõállítása, a növényvédelem, a szennyezett vagy más úton megváltoztatott természetes környezet növényzetének helyreállítása stb.

A fotoszintézis tanulmányozásának szinte követhetetlen mértékben felgyûlõ tudományos eredményeit több tucatnyi nemzetközi szakfolyóirat, rendszeresen megjelenõ számos tanulmány és monográfia ismerteti. A szakterületnek külön folyóirata van Photosynthesis Research címmel, a legfrissebb eredményeket a sok száz kutatócsoport három évenként megszervezett nemzetközi kongresszuson, valamint a Nemzetközi Fotoszintéziskutató Társaság egyéb rendezvényein ismerteti. Figyelemre méltó új eredmények eléréséhez nélkülözhetetlen az alapos felkészültség és dokumentáció mellett a szoros együttmûködés a szakosodott kutatócsoportok között, valamint a magas szintû mûszeres felszereltség. Mindezen követelmények mellett számos magyar munkacsoport közöl rendzeresen világszínvonalú eredményeket.

A fotoszintézis izgalmas kutatásában elindulni szándékozók számára nyújtana e könyv elméleti megalapozó útravalót. Ugyanakkor segítséget nyújt elsõsorban a biológia, biokémia és agrártudományi szakos egyetemi hallgatók, biológus kutatók és biológia tanárok növényélettani ismereteinek kibõvítéséhez. Természetesen szól ez a könyv a fotoszintézis megismerésében elmélyülni akaró minden olvasónak, mindazoknak, akik a kívülrõl szemlélõnél közelebb szeretnének kerülni a növényi élet lényegéhez. Reméljük, hogy az itt bemutatott ismeretek birtokában az olvasó bátran továbbléphet az új évezred növényélettani tudománya felé.

Köszönet illeti a könyv anyagának összeállításához nyújtott önzetlen segítségért Vészi Tíbor számítógépes grafikust, Hajdu László Hunor számítógép-szakértõt, az Illyés Közalapítványt, valamint dr. Borbély György tanszékvezetõ professzort és dr. Nagy-Tóth Ferenc tudományos fõkutatót.

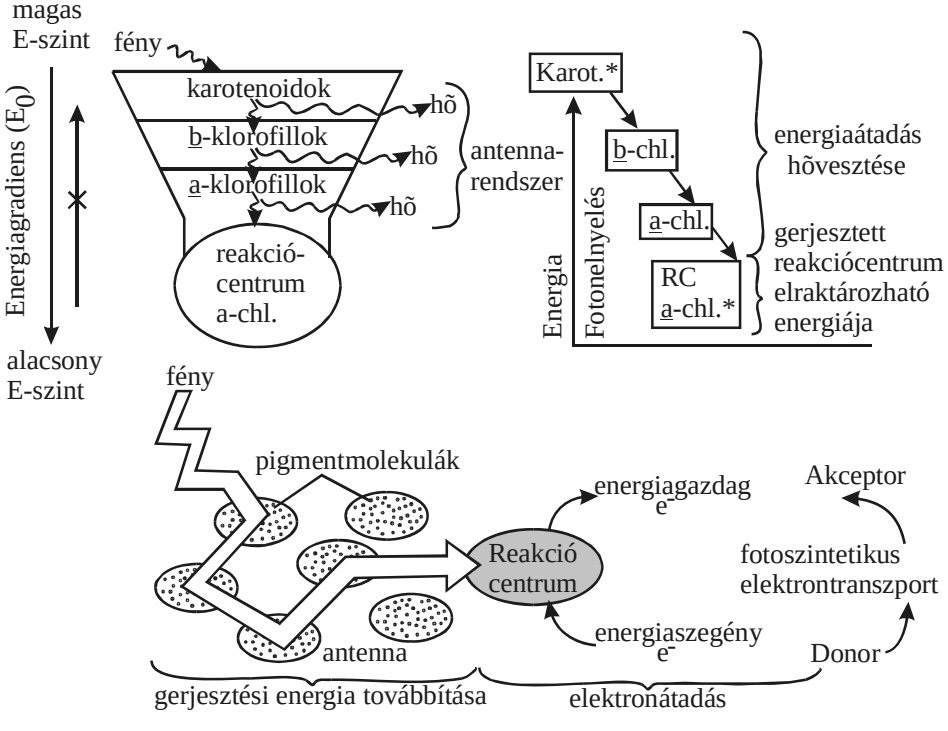
Kolozsvár, 2004 január

A szerzõ

fotokémiailag aktív *a*-klorofill reakciócentrum irányába.

Két pigmentmolekula között a **közvetlen energiaátadás**nak a feltétele az, hogy energiaszintjük között ne legyen nagy különbség, és térben is közel legyenek egymáshoz. A membránfehérjékhez kötött pigmentmolekulák közötti átlagos távolság mindössze 1,2 nm, így az elektronfelhõk gyakorlatilag átfedik egymást. Ilyen körülmények között az S1 vagy T1 állapotú pigmentmolekula a gerjesztési energiáját (majdnem teljesen, de sosem egészen) átadhatja egy másik, alapállapotban levõ pigmentmolekulának, így ez utóbbi kerül S1 vagy T1 állapotba, míg az energiaadó molekula visszatér alapállapotába. Ezt nevezzük energiatranszfernek, és egyaránt végbemehet vegyileg azonos vagy különbözõ pigmentek között. Ha azonos molekulák között történik, a folyamat többször ismétlõdhet, egy foton elnyelése során felvett gerjesztési energia sorozatosan molekuláról molekulára adódhat át (energiavándorlás a pigmentkomplexben).

Az energiatranszfer feltétele, hogy az energiafölöslegét átadó



26. ábra. A fotoszintetikus pigmentek energia továbbítása

molekula abszorbciós vagy fluoreszcencia spektruma részleges átfedjen a felvevõ molekula abszorbciós spektrumával, az energiaátadás

hatásfoka pedig annál nagyobb, minél nagyobb a spektrumok átfedése (és minél közelebb vannak a molekulák). Ez a magyarázata annak, hogy a karotenoid pigmentek az általuk felfogott fényenergia kisebb részét adják át a klorofill molekuláknak, mint egyik klorofill egy másiknak.

A gerjesztési energiatranszfer irányítottsága és hatásfoka

Fontos szabályszerûség, hogy a pigmentek közti energia-vándorlás energetikai okok miatt mindig a rövidebb hullámhossznál (nagyobb energiájú fotonokat) abszorbeáló molekulákról a nagyobb hullámhossznál elnyelõ pigmentmolekulák irányába történik. Mivel minden energiaátadási lépésben a leadott energia kis része hõként elvész, a pigmentmolekulák közti átadás szigorúan **egyenirányított**, tehát egy pigmentmolekula által átvett energia nem adható vissza annak a pigmentnek, amelytõl származik, mert az energia egy része már elvesztõdött, tehát az elõzõ pigmentet (mely kisebb hullámhossznál nyel el) nem tudja gerjesztett állapotba hozni. Ennek eredménye az, hogy azok a pigmentmolekulák, melyek a legnagyobb hullámhosszon abszorbeálnak, összegyûjtik a többi pigment által elnyelt fotonok kvantumait is, vagyis megvalósul az **energiakoncentrálás** a fotokémiai reakciókat beindítani képes reakciócentrumok felé (26. ábra).

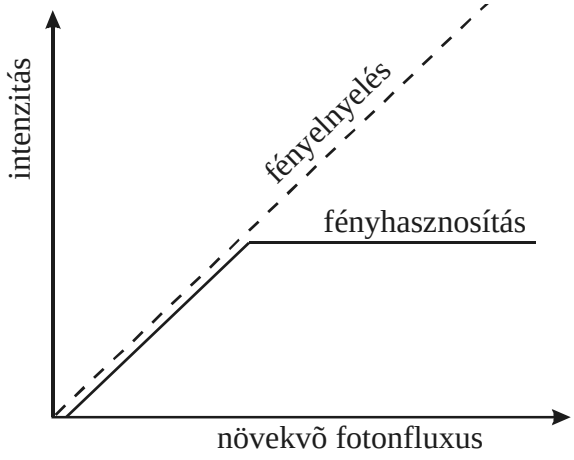
A gerjesztési energiatranszfer a fénybegyûjtõ antennában tisztán fizikai jelenség, közvetlen rezgési átadást képvisel, csakis egyirányú lehet a mindegyik lépésben bekövetkezõ kis energiaesés miatt, kémiai változásokat pedig nem okoz. A fotonelnyelést követõ elsõ kémiai reakció (elektronleadásos töltésszétválás, tehát redox reakció) a reakciócentrumban történik. A széles spektrumon abszorbeáló összesített pigmentegyüttes a különbözõ hullámhosszú fénysugarak fotonjainak energiáit végül mind egyazon fotokémiailag aktív *a*-klorofillra juttatja el (gyûjti össze), miközben a fény „kioltódik”, kémiai energiává alakul át. A reakciócentrumok *a*-klorofill párja energiacsapdaként mûködik, mivel abszorbciós spektrumának maximuma nagyobb hullámhossznál van, mint a körülötte levõ bármely másik *a*-klorofill formáké vagy kísérõ pigmenteké (*b*-klorofillok, karotenoidok). A rekciócentrumok *a*-klorofillja (a P680 és a P700) a klorofill tartalomnak csak 1-2 %-át teszi ki, és az elnyelt fényenergia közvetlen elnyeléséhez is 1-2 %-kal járulnak hozzá, de a többi pigmenttõl ide érkezõ energiatranszfer csaknem két nagyságrenddel megnöveli a fotokémiai reakciók gyakoriságát, hiszen az antennapigmentek bármelyike által

elnyelt fotonok gerjesztési energiája a reakciócentrum felé továbbítódik.

Az energiának a pigmentmolekulák közti **rezgéstranszfer** általi nem sugárzó jellegû továbbítását Förster-transzfernek is nevezik. Azáltal, hogy egyik pigmentrõl a másikra történõ energiaátadást minden lépésben hõveszteség kísér, a rendszer minden kvantumból „feláldoz" egy bizonyos energiamennyiséget azért, hogy a továbbítás egyirányított, irreverzibilis lehessen, vagyis gyakorlatilag a felfogott fény minden kvantuma a reakciócentrumba juthasson.

Mindegyik reakciócentrumhoz több száz fénybegyûjtõ pigment társul, és minden reakciócentrum egymás után négyszer kell leadjon és felvegyen elektront egy molekula O_2 termeléséhez. Ezért van az, hogy kb. 2500 klorofillmolekula közremûködése szükséges telítõ fényben egy oxigénmolekula fotoszintetikus képzõdéséhez. Optimális hullámhossznál az elnyelt fényenergiának kémiai energiává való átalakulása átlagosan 27%-os **hatásfok**kal történik, a tényleges biomasszatermelésre fordított hányada pedig ennél is kisebb.

Az összes elnyelt kvantum energiája csak megfelelõen gyenge fény esetében használódik fel a fotokémiai reakciókban. Magasabb fotonfluxus (erõsebb fénybesugárzás) alkalmával csak kb. minden 300-dik elnyelt kvantum (2400/8) hasznosul, vagyis mindegyik fotokémiailag aktív *a*-klorofill molekulára jut 300 olyan pigmentmolekula, amely elnyeli a fényt, de egyéb utakon adja le energiafölöslegét (elvesztõdõ fluoreszcencia vagy hõ). A tilakoidokban szorosan együttmûködõ pigmentek együttesei vannak jelen, melyek közül 300-szor több a fotokémiailag inaktív antennapigment, mint a fotokémiailag aktív



27. ábra. A fényenergia elnyelése és hasznosítása növekvõ fotonfluxus mellett

reakciócentrum-klorofill. Megfelelõen alacsony fotonfluxusnál a pigmentcsoport bármelyik alkotója által elnyelt energia átadódik a reakciócentrumnak, mely az energiafelvételkor rövid idõre „foglalt”, nem tud pillanatnyilag több energiát elnyelni (gerjesztési állapotában refrakter). Így annak valószínûsége, hogy a reakciócentrum képes legyen energiát elnyelni azon kb. 1 ns alatt, ami rendelkezésre áll egy antennapigment általi kvantumelnyelést követõen, fokozatosan csökken a fotonfluxus növekedésével. Erõs fény telítõ kvantumfluxusánál a reakciócentrum állandóan foglalt, ezért a kvantumhozam az optimális érték 1/300-ára csökken. A reakciócentrumban lejátszódó fotokémiai redoxreakciók sokkal lassúbbak, mint a pigmentkomplexekben lejátszódó fotofizikai (elnyelési és energiatovábbítási) folyamatok. Teljes napfénynek kitett (100000 lx, 2000 µmol foton m^{-2} s^{-1}) normális zöld levélben minden klorofill kb. 50 fotont nyel el másodpercenként. Így érthetõ, hogy a fotoszintézis kvantumhozamát a fotokémiai reakciók rátája korlátozza az optimálisnál sokkal kisebb értékekre. Az elõbbi körülmények között intenzív fotoszintézis folyik, de csak minden 25-dik elnyelt kvantum hasznosulhat, ami egyben azt is jelenti, hogy a fotoszintetikus apparátus ugyanezen rátával folytatja mûködését akkor is, ha a besugárzás a fenti érték 25-öd részére csökken. Alacsonyabb fotonfluxuson, amikor egy adott klorofill molekulát átlagosan néhány másodpercenként ér egy kvantum, az antennapigmentek fénybegyûjtõ funkciója teljes mértékben hasznosul (27. ábra).

A fotoszintézis szerkezeti alapjai

A fotoszintézis a fénynek kitett növényi sejtek, elsõsorban a levelek asszimiláló alapszövetének kloroplasztiszaiban zajlik. A kloroplasztiszok (zöld színtestek) csakis fény jelenlétében differenciálódnak, közvetlenül a merisztémasejtek proplasztiszaiból, vagy a sötétben kifejlõdõ etioplasztiszokból. Kialakulásuk során a két határolómembrán közül a belsõ az organellum hossztengelyével párhuzamosan betüremkedik a sztrómába, majd ezek a belsõ membránlemezek lefûzõdnek, magukba zárva a membránközti (periplasztidiális) térbõl eredõ anyagok egy részét, amibõl a tilakoidlemezek membránnal körülzárt lumenje jön létre, anélkül, hogy a sztrómával valaha is kapcsolatba kerülne.

A kloroplasztiszok sejten belüli száma a különbözõ növényeknél különbözik. Hajtásos növényeknél egy mezofillum sejtben több tíz kloroplasztisz van, lencse alakúak, néhány mikrométernyi átmérõvel,

néhány tíz mm^3-nyi belsõ térfogattal. Külsõ határolómembránjuk permeábilis sokféle kis molekula számára, a belsõ határolómembrán viszont sokkal szelektívebb, és szabályozza a sztróma és a citoszol közti anyagszállítást. A periplasztidiális tér 10-20 nm széles, de helyenként a két burkolómembrán egymással érintkezik és sajátos pórusszerkezetet alakít ki.

A sztrómában a szénasszimiláció enzimei és köztestermékei mellett jelen van a prokarióta típusú saját, kör alakú ketõsspirál DNS több példánya, a saját fehérjeszintetizáló rendszer, beleértve a 70S típusú riboszómákat, továbbá a primer keményítõszemcsék, valamint a sárga olajcseppekként látható plasztoglobulusok, melyekben karotenoid pigmentek és kinonok raktározódnak. A tilakoidok összefüggõ, folytonos membránrendszert alkotnak a kloroplasztiszok belsejében, lapos korongjaik helyenként szorosan egymásra tevõdnek (nem érintkeznek a sztrómával), helyenként pedig egy-egy hosszabb tilakoidlemezt alkotnak, melyek kívülrõl kapcsolatban állnak a sztrómával. A fotoszintetikus klorofillpigmentek csakis a tilakoidmembránokban vannak jelen, tehát az összes zöld növényi testrész színe a tilakoidoknak tulajdonítható. Az etioplasztiszok kloroplasztisszá való átalakulásakor a bennük levõ prolamelláris testbõl fejlõdnek ki sugárirányban a tilakoidok. A kloroplasztisz harántirányú befûzõdéssel önállóan képes osztódni, az idõs kloroplasztisz pedig, tilakoidmembránjainak részleges lebomlása során gerontoplasztisszá alakul.

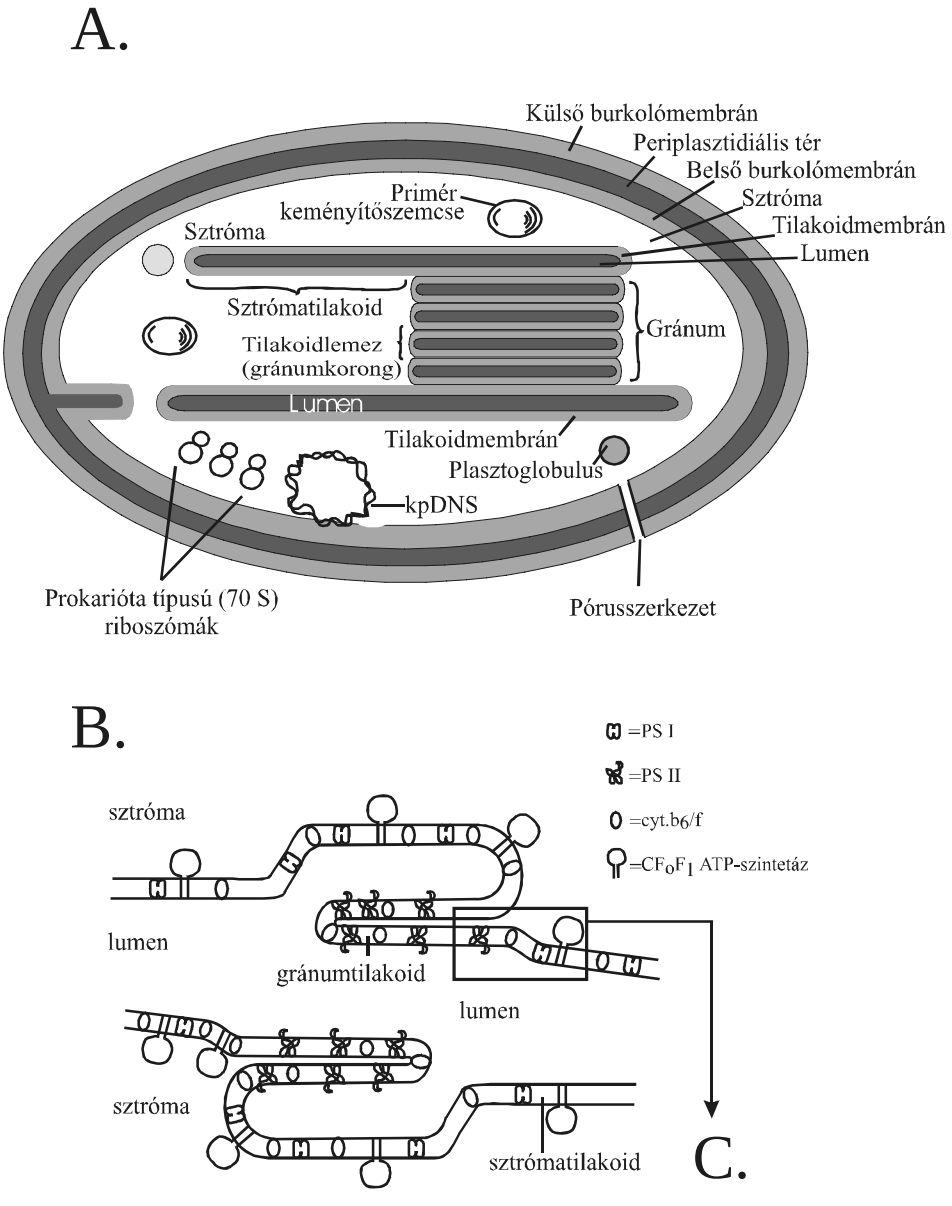
A kloroplasztisz funkcionális felépítése

A kloroplasztisz belsejében levõ fotoszintetizáló membrán-rendszer (a tilakoidrendszer) a belsõ burkolómembránnak az organellum hossztengelyével párhuzamos betüremkedéseinek továbbfejlõdésével és lefûzõdésével jön létre. A sztómába benövõ membránok korong alakú, lapos hólyagszerû képzõdményeket, tilakoidlemezeket (lamellákat) alkotnak. A **tilakoidlemez** felépítésében a tilakoidmembrán teljesen körülveszi a **lumen** nevû belsõ teret, mely a periplasztidiális térbõl származik (ún. „P fázis”), és soha nem volt közvetlen kapcsolatban a sztrómával („N fázis”). A tilakoidmembránok helyenként szabályos kitüremkedéseket képezve pénztekercs-szerûen egymásra tevõdött korongokat, ún. **gránum-korongok**at hoznak létre. Egy gránumkorong-

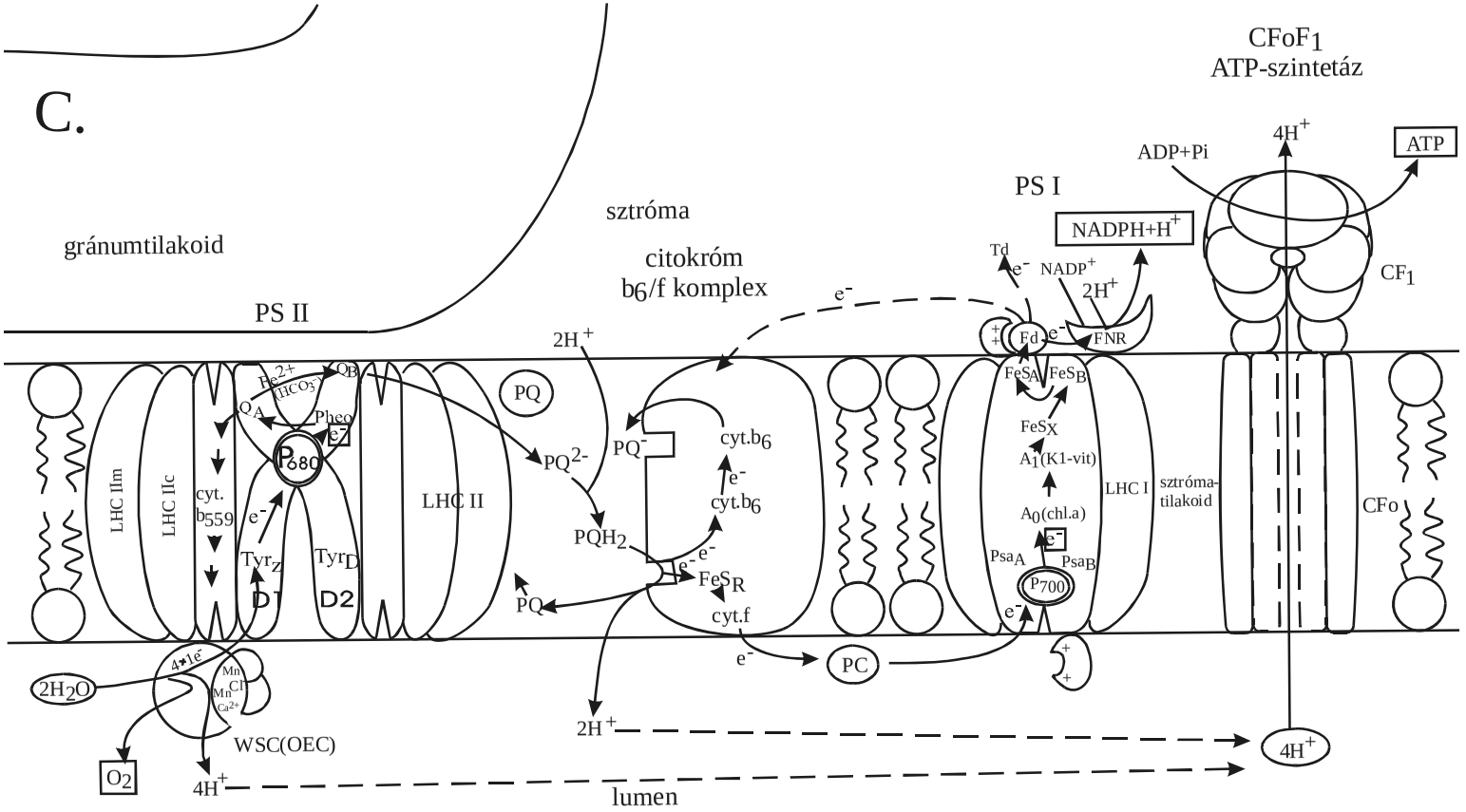
köteg a gránum. A gránumok szintjén a legfelsõ és a legalsó korong külsõ felületének, valamint a gránumkorongok oldalsó görbült részeinek kivételével, a tilakoidmembránok egymást fedik, szorosan egymásra tevõdnek (kapcsolt membránok), vagyis nem érintkeznek a sztrómával. Ez annak köszönhetõ, hogy a sztrómatilakoidokkal ellentétben a gránumtilakoidok felületén nagyon kevés az elektromos töltés, így a taszítóerõk minimálisak és érvényesülhetnek a Van-der-Waals erõk, melyek nagyon kis távolságot stabilizálnak az egymást fedõ tilakoidmembránok között. A gránumok között egy-egy sztrómatilakoid-lemez teremt kapcsolatot, melyet közvetlenül a sztróma vesz körül, akár a gránumok kerületét is. A tilakoidlemezek egységes, összefüggõ rendszert alkotnak, a gránum- és sztrómatilakoid-membránok közvetlenül folytatódnak egymással, a tilakoidlemezek (korongok) lumenjei pedig szintén egységes belsõ térrendszert képeznek. A mitokondriumokhoz viszonyítva az a fõ különbség, hogy a kriszták nem válnak le a belsõ mitokondriális membránról, a tilakoidlemezek viszont lefûzõdnek képzõdésükkor (a proplasztisznak kloroplasztisszá való átalakulásakor) a belsõ plasztiszmembránból, a leváló membránvégek pedig egymással összeolvadnak, teljesen közrezárva a létrejövõ lapos hólyag belsejében a membránközti tér egy részét, mely lumenné válik. A tilakoidok egységes rendszere, valamint fehérjeegyütteseinek orientációs aszimmetriája szerkezeti alapot biztosít az oldalirányú, illetve vektoriális transzlokációs folyamatok számára.

A tilakoidális fotoszintetikus készülék molekuláris szervezõdése

A tilakoidmembrán kettõs lipidrétegének felépítésében sajátos lipidek is részt vesznek. Fõ lipidtípusát nem a foszfogliceridek, hanem glikozil-gliceridek (galaktozil-gliceridek) képezik: a **monogalaktozil-diglicerid** (MGDG), mely nagyobb mennyiségben található az egymást fedõ gránumtilakoidokban, és a **digalaktozil-diglicerid** (DGDG), amelybõl a sztrómatilakoidokban van több. Többszörösen telítetlen (nagy fluiditású) zsírsavjaik képzõdésében a sztróma és a plasztiszburok mellett a sejt sima endoplazmatikus retikuluma is közrejátszik. Szintén sajátos összetevõje a tilakoidmembrán lipidrétegének a **szulfo-quinovozil-diacilglicerol** (SQDG) nevû szulfolipid. Megjegyzendõ, hogy a levél sejtjeiben új zsírsavak a kloroplasztiszok sztrómájában képzõdnek. Az ép plasztiszburok nem engedi át az ADP-t és $NADP^+$-t, a tilakoidmembrán impermeábilis pl. a protonok számára (az ATP-szintetáz



28. ábra. A tilakoidális fotoszintetikus készülék molekuláris szervezõdése: a) a kloroplasztisz szerkezete; b) a tilakoidrendszer részlete a szupramolekuláris komplexek lokalizációjával; c) a fotokémiai reakciókat lebonyolító egységek alkotóelemei


C.
gránumtilakoid
PS II
sztróma
citokróm
b6/f komplex
PS I
CFoF1
ATP-szintetáz
ADP+Pi
ATP
4H+
NADPH+H+
Td
e-
NADP+
2H+
CF1
Fd
FNR
FeSA
FeSB
FeSX
A1(K1-vit)
A0(chl.a)
PsaA
PsaB
P700
LHC I
sztróma-
tilakoid
CFo
LHC IIm
LHC IIc
cyt.
b559
P680
QA
QB
Pheo
Fe2+
HCO3-
Tyrz
TyrD
D1
D2
LHC II
PQ
PQ2-
PQ-
PQH2
cyt.b6
FeSR
cyt.f
PC
2H+
2H2O
O2
4*1e-
Mn
Cl
Ca2+
WSC(OEC)
lumen

komplex kivételével), de erõsen permeábilis pl. a Cl^- és Mg^{2+}, valamint kis semleges molekulák számára. Például az ammónia (akár egyéb gyenge bázis) semleges formában (NH_3) halad át a tilakoidmembránon, majd a savas lumenben ammónium kation (NH_4^+) alakjában gyûlik fel, ami maga után vonja a Cl^- felvételét, így nagy mennyiségû NH_4Cl halmozódik fel, ezt endozmotikus vízfelvétel követi, ami a tilakoidlemez kitágulásához és széthasadásához vezethet. Izolált plasztiszok szuszpenziós pufferoldatába ozmotikus stabilizátorként megfelelõ koncentrációjú ozmotikusan aktív szacharidot (pl. szacharózt) vagy cukoralkoholt (pl. szorbitolt) szokás adagolni, membrán-stabilizátorként (lipidvédõként) bovin szérum albumint, a redukáló közeg pedig pl. aszkorbinsav segítségével biztosítható.

A fotoszintézis fényszakaszának folyamataiban a tilakoid-membránok ötféle szupramolekuláris fehérjeegyüttese vesz részt: a kettes fotokémiai rendszer (ang. „photosystem II" = PS II) a hozzá kapcsolódó vízbontó komplexszel vagy oxigénkibocsátó komplexszel együtt (ang. „water-splitting complex" = WSC vagy „oxygen-evolving complex" = OEC), a citokróm b_6/f complex, az egyes fotokémiai rendszer (ang. „photosystem I" = PS I), a kétféle fotokémiai rendszerhez kapcsolódó fénybegyûjtõ pigment-protein komplex (ang. „light-harvesting complex" = LHC), valamint a kloroplasztiszban levõ ATP-szintetáz (kapcsolófaktor, CF1-CFo vagy CF1Fo) komplex (28. ábra).

Mindegyik fehérjeegyüttesnek jól meghatározott lokalizációja van a tilakoidrendszer egyes régióiban: a mûködõképes kettes fotokémiai rendszer, terjedelmes fénybegyûjtõ komplexével, és a lumen felõli oldalához kapcsolódó vízbontó komplexszel, csak az egymást fedõ (a sztrómával nem érintkezõ) gránumtilakoidokban van jelen, míg az egyes fotokémiai rendszer és az ATP-szintetáz csakis a sztrómával érintkezõ, egymást nem fedõ (nem kapcsolt) tilakoidmembrán részekben: a sztrómatilakoidokban, valamint a gránumkorongok görbült oldalrészein és a gránumok legkülsõ (legfelsõ és legalsó) tilakoidmembránjainak szintjén található. Egyedüli fehérjekomplex, mely egyaránt megtalálható az egymást fedõ és a sztrómával érintkezõ tilakoidmembránokban, a citokróm b_6/f rendszer. A mûködésképtelen, kijavítási folyamatban levõ, kis belsõ fénybegyûjtõ antennával rendelkezõ kettes fotokémiai rendszer (PS IIß) jelen lehet a sztrómatilakoidokban, a fénybegyûjtõ komplex mobilis része (LHC IIm) pedig vándorolhat a kapcsolt és a nem kapcsolt

tilakoidszakaszok, az itt levõ PS II és PS I között.

A fényszakasz fotokémiai folyamatai

A kétféle fotokémiai rendszer, amelyekben a fényenergia kémiai energiává alakul, és melyek közül az egyik az egymást fedõ gránumtilakoid szakaszokban, a másik a sztrómatilakoidokban mûködik, egymással mûködési szempontból sorba van kapcsolva. A tilakoidális elektrontranszport útját tekintve sorrendben a kettes fotokémiai rendszer (PS II) az elsõ, ez vonja el az elektronokat a víztõl (végsõ elektrondonor), miután saját energiadús elektronjait továbbadta az egyes fotokémiai rendszer felé, a citokrómkomplex közvetítésével. Az egyes fotokémiai rendszer (PS I), habár idõrendi szempontból elsõként azonosították P700 reakciócentruma által (amely a vörös tartományban az összes többi pigmentnél nagyobb hullámhossznál mutat elnyelési maximumot), sorrendben a második, mert a PS II felõl pótlódik elektronhiánya, miután saját energizált elektronját átadja a $NADP^+$-nak (a fényszakasz végsõ elektronakceptora). Hatékony fotoszintézis akkor történik, ha a kétféle fotokémiai rendszer szorosan együttmûködik, és pontos szabályozó mechanizmusok biztosítják, hogy mindig egyensúlyban legyenek, vagyis összesített hatékonyságuk maximális legyen, annak ellenére, hogy a külsõ és belsõ körülmények állandóan változnak.

Az Emerson-effektus és a Blinks-féle kromatikus átmenetek

A kétféle fotokémiai rendszer létezését és együttmûködését elsõként Emerson mutatta ki, annak alapján, hogy a vörös fénytartományban a PS II kisebb hullámhosszaknál nyel el (max. 680 nm-nél), mint a PS I (max. 700 nm-nél). Következtetéseinek lényege, hogy a távoli vörös fény energiája (melyet csak a PS I nyel el) csak akkor tud optimálisan felhasználódni a fotokémiai reakciókkal párhuzamos O_2-termelésben, ha rövidebb hullámhosszú vörös fény is jelen van egyidõben (amit a PS II nyel el). Tehát a kétféle fotokémiai rendszer egymás hatását felerõsíti, ezért a jelenség neve fokozó hatás, felerõsítõ hatás vagy **Emerson-effektus**. Egymás hatékonyságának fokozása akkor is észlelhetõ, ha a kétféle hullámhosszat (közeli és távoli vöröset) egymás után alkalmazzuk, azzal a feltétellel, hogy a közöttük levõ sötét periódus megfelelõen rövid legyen (Blinks-effektus). Természetesen az

Emerson-hatás nem érvényes olyankor, amikor csak az egyik fotokémiai rendszer mûködik (pl. ciklikus elektrontranszport, Hill reakció ferricianiddal – erre késõbb visszatérünk).

A fokozó hatás helyes értelmezése határkõ volt a fényszakasz lényegének megértésében, nevezetesen abban, hogy az egymással sorba kapcsolt kétféle fotokémiai rendszer mindegyike fény által hajtott elektronpumpaként mûködik két különbözõ, de egymást részben átfedõ redoxskálán. A PS I jobban hasznosítja a távoli vörös (700 nm körüli) fénytartomány energiáját, a PS II pedig, a *b*-klorofill nagyobb mértékû hozzájárulásával, a PS I-nél hatékonyabban nyeli el a fényt 650 nm körül, ha pedig a kettõ közremûködik, kiszélesítik egymás hatás-spektrumát, így együttes mûködésük nettó hatásfoka nagyobb, mint egyenként mutatott hatékonyságuk algebrai összege. Ezen fontos tény jobb megértése céljából röviden ismertetjük Emerson kísérletének eredményeit. Mikroszkopikus zöldalgák (elsõsorban *Chlorella*) oxigéntermelésének akciókspektrumát vizsgálva azt tapasztalta, hogy a 685 nm-nél nagyobb hullámhosszú fény, habár jól abszorbeálódik, gyenge oxigéntermelést eredményez, vagyis az akciókspektrum 685 nm fölött meredeken csökken (vörös esés). Azonban a 685 nm-nél nagyobb hullámhosszú fény sokkal hatásosabbá válik, ha egyidejûleg rövidebb hullámhosszú (pl. 650 nm-es) vörös fényt is alkalmazunk. Ha egyszerre megvilágítjuk az algatenyészetet 650 nm-es és 700 nm-es fénnyel, erõsebb O_2-termelést észlelünk, mint a csak 650 nm-rel és a csak 700 nm-rel egyforma besugárzási értékkel megvilágított mintákban összesítve, ami azt jelzi, hogy a kisebb és nagyobb hullámhosszaknál elnyelõ klorofillok között funkcionális különbségek vannak. A „vörös esés” annak tulajdonítható, hogy a nagyobb hullámhosszakból a PS II egyre kevesebbet nyel el, így határt szab az O_2-termelésnek, melyhez mindkét fotokémiai rendszer közremûködése szükséges. Hiába abszorbeál sokat a PS I a 685 nm-nél nagyobb hullámhosszakból, mert az O_2-termelést a kisebb hullámhossznál elnyelõ PS II fogja megszabni. Amikor viszont kisebb hullámhosszú (650 nm-es) megvilágítást alkalmazunk, ebbõl a PS II nyel el többet, mint a PS I, így a teljes elektrontranszport-lánc, illetve az O_2-termelés mértékét a PS I-ben végbemenõ fotokémiai reakciók korlátozzák. Együtt alkalmazva a kisebb és nagyobb hullámhosszú vörös megvilágítást, mindkét fotokémiai rendszer hatékonyan tud mûködni, így az O_2-termelés felülmúlja a külön-külön mért értékek összegét. (Erõsebb fényben egyre tompul a fokozó hatás,

mert az O_2-termelés függése a besugárzás intenzitásától telítési görbe szerint változik.)

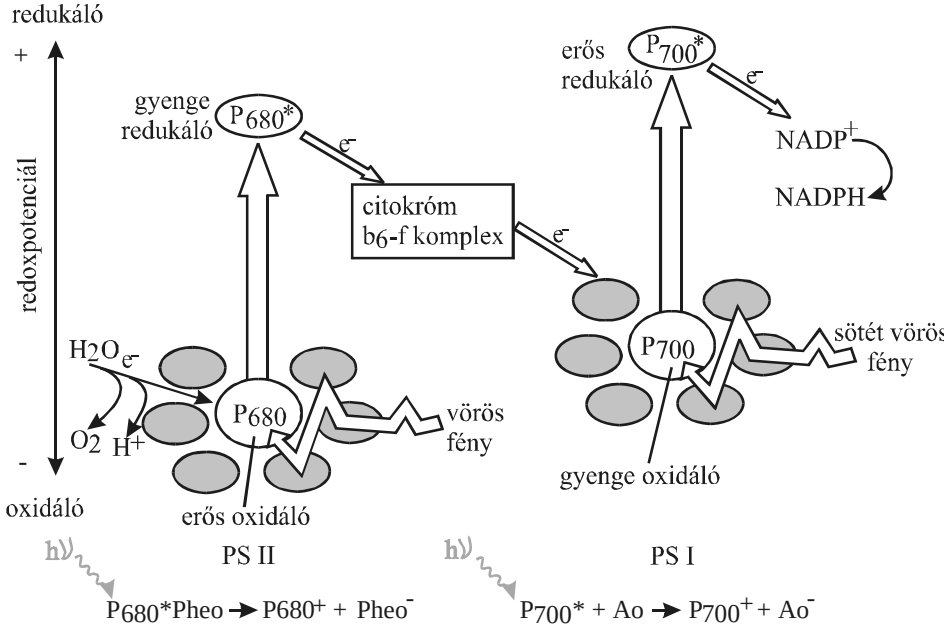
Emerson következtetéseit Blinks kísérletei támasztották alá és egészítették ki. Ha kiválasztunk két különbözõ hullámhosszat (pl. 650 nm és 700 nm), és úgy állítjuk be intenzitásukat (egységnyi idõ alatti energiatartalmukat), hogy mindkét hullámhosszal külön-külön megvilágítva az algákat azonos legyen az O_2-termelés, az egyik hullámhosszról a másikra való hirtelen átváltáskor jellegzetes változásokat észlelünk az O_2-termelésben. 650 nm-rõl 700 nm-es fényre való átkapcsoláskor az oxigéntermelés átmenetileg csökken, a 650 nm-re való visszakapcsoláskor pedig a normálisról magasabb szintre emelkedik néhány másodpercig. Ha csupán egyféle fotokémiai rendszer köré tömörülne az összes klorofillmolekula, akkor ilyen változások nem következhetnének be.

A **Blinks-féle kromatikus átmenetek** azt mutatják, hogy a kétféle fotokémiai rendszer eltérõ mértékben hasznosítja a kétféle hullámhosszat: 650 nm-en a PS II aktívabb, mint a PS I, így a két fotokémiai rendszer közé iktatódott elektronszállítók redoxegyensúlya a redukált állapot irányába tolódik el (több elektront kapnak a PS II-tõl, mint amennyit ugyanazon idõ alatt tovább tudnak adni a PS I-nek). Amíg ez be nem következik, átmenetileg jelentõs elektronbefogadó képesség áll fenn, így a vízbontáskor történõ O_2-termelés is átmenetileg nõ. Fordított a helyzet akkor, amikor 650 nm-rõl hirtelen átváltunk 700 nm-re: átmenetileg a PS I-ben válnak gyakoribbakká a fotokémiai reakciók, amíg a kétféle fotokémiai rendszer közötti komponensek redox-egyensúlya a redukáltabb állapotból el nem tolódik az oxidáltabb állapot irányába. Amíg ez tart, a vízbontás mérsékeltebb, mert a PS II számára kezdetben nem áll rendelkezésre elegendõ elektronakceptor. Amint beáll az újabb redoxegyensúly (700 nm-en), a PS II mûködése (és ezzel együtt a vízbontásos O_2-termelés) az eredetileg beállított szintre emelkedik vissza.

A kloroplasztisz szerkezete és mûködése közötti kapcsolat két elven alapul: a fotoszintetikusan aktív felületek kiterjedésén, amit a tilakoidrendszer sajátos szervezõdése biztosít (átlagosan 660 mm^2-nyi összfelülettel plasztiszonként), és a fotofizikai, fotokémiai és biokémiai folyamatok kompartimentált lokalizációján. A sztróma- és gránumtilakoidok a belsõ membránrendszernek nemcsak morfológiai, hanem funkcionális differenciálódását is képviselik a vízbontást

(fotolízist), irányított elektronszállítást és fotofoszforilációt végzõ alkotók tekintetében.

A **kétféle fotokémiai rendszer kooperatív mûködését** a közöttük kapcsolatot teremtõ citokróm b_6/f komplex f-citokrómjának redoxállapot-változásai is bizonyítják. Sötétben a citokróm-f legnagyobb



29. ábra. Erõs oxidáló komponens ($P680^+$) képzõdése a PS II - ben és erõs redukáló komponens (P700*) képzõdése a PS I - ben fény hatására

része redukált állapotban van. 685 nm-nél nagyobb hullámhosszú vörös fény alkalmazásakor a citokróm-f oxidálódik, ha pedig a távoli vörössel egyidõben 650 nm-es megvilágítást is alkalmazunk, a citokróm-f részben visszaalakul eredeti formájába. Ez azt mutatja, hogy a kétféle fotokémiai rendszer közül az egyik redukálja (elektront ad át neki), a másik pedig oxidálja az f-citokrómot (elektront vesz át tõle), pontosabban a rövidebb hullámhosszon elnyelõ PS II redukálja, a nagyobb hullámhosszon is elnyelõ PS I pedig oxidálja. A fényenergia elnyelése által gerjesztett állapotba kerülõ reakciócentrum-klorofillok (a P680 a PS II-ben és a P700 a PS I-ben) redoxpotenciálja sokkal negatívabbá válik, mint alapállapotban, így olyan komponenseknek is képesek elektront átadni, illetve olyan komponensektõl pótolják elektronhiányukat, amelyektõl alapállapotban, pozitívabb redoxpotenciáljuk miatt képtelenek. A P680 vörös fény elnyelésekor nagyon erõs oxidáló tényezõvé válik, és képes

lesz a víz (gyenge donor) oxidációjára, a P680* pedig gyenge redukáló tényezõ. A távoli vörösben elnyelõ P700 gyenge oxidáló tényezõ, a P700* viszont a legerõsebb redukáló tényezõ, mely képes redukálni a $NADP^+$-t (ez pedig eljuttatja e redukáló erõt a szénasszimiláció helyére).

Tehát a fényenergia elnyelésekor a **PS II-ben a legerõsebb oxidáló tényezõ** és egy gyenge redukáló komponens jön létre, a **PS I-ben** pedig gyenge oxidáló tényezõ és a **legerõsebb redukáló komponens** keletkezik. A PS II a vizet oxidálja (elektronelvonással), a PS I redukálja a $NADP^+$-t (29. ábra).

A tilakoidok szerkezeti heterogenitását kiegészíti a funkcionális komponensek oldalirányú vándorlásának dinamikája a kettõs lipidrétegben. A nem kapcsolt, egymást nem fedõ tilakoidszakaszok is kétfélék lehetnek: egyenesek (sztrómatilakoidok és terminális gránumtilakoidok), valamint görbültek (a tilakoidkorongok oldalsó szélei), amelyek közvetlen folytonossági kapcsolatot teremtenek az egymás melletti sztróma- és gránumtilakoidok között. A tilakoidmembrán funkcionális komplexei együttesen valósítják meg a fényenergia elnyelését és átalakítását, az irányított elektronáramlást a vízmolekulától a $NADP^+$-ig, valamint az elektrontranszporthoz kapcsolt egyirányú protontranszlokáció által létrehozott elektrokémiai gradienset, mely segítségével az ATP-szintetáz ATP molekulákat termel. A következõkben a tilakoidális elektronszállító lánc és a fotofoszforiláció komponenseit vesszük szemügyre, funkcionális egymásutániságuk sorrendjében.

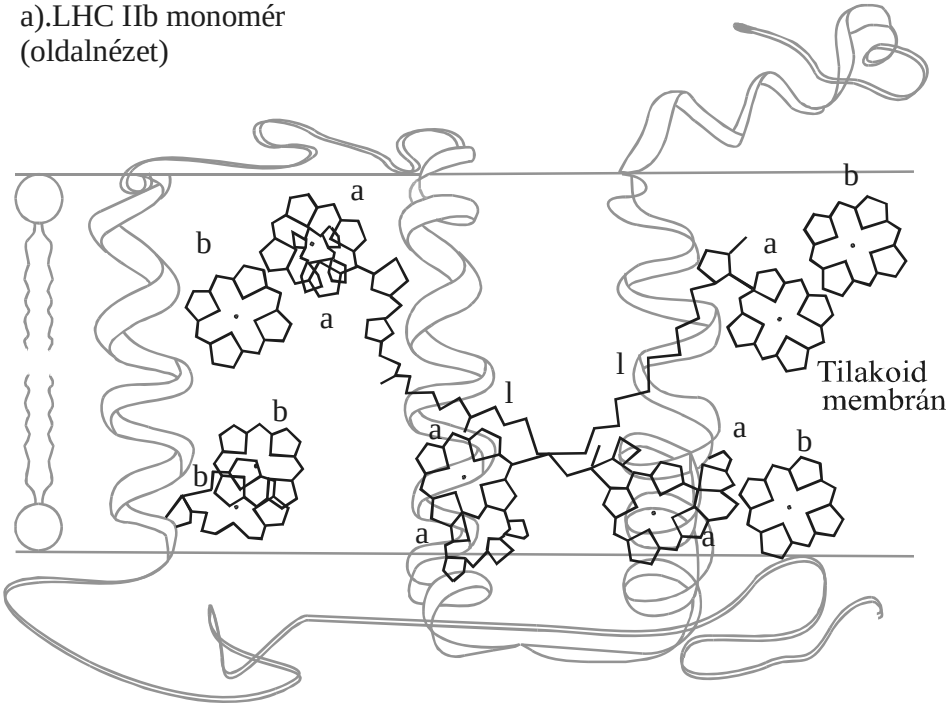
A kettes fotokémiai rendszer

A **kettes fotokémiai rendszer** (PS II) példányainak 80 %-a az egymást fedõ gránumtilakoidokban van jelen, 20 %-a pedig az újraképzõdési (kijavítási) ciklus folyamatában levõ, mûködésképtelen PS II-t képviseli, a sztrómatilakoidok és a gránumtilakoidok sztrómával érintkezõ oldalsó széleinek szintjén. A gránum nélküli, lemezes típusú plasztiszokban (a legtöbb algánál és C4-es típusú növények nyalábhüvelyi parenchimájában) az aktív PS II a hosszú tilakoidlemezek egymásra tevõdött részeiben lokalizálódik. A PS II központi része a **D1-D2** polipeptid heterodimert tartalmazza, egymásra kereszben áttekeredve. Mindkettõ tartalmaz egy-egy redoxaktív tirozint (TyrZ a D1-ben és TyrD a D2-n, de csak az elõbbi vesz részt a fotoszintetikus elektronszállításban a vízbontó komplex felõl). Mindkét polipeptidhez közösen kötõdik a **P680 reakciócentrumot** alkotó sajátos *a*-klorofill

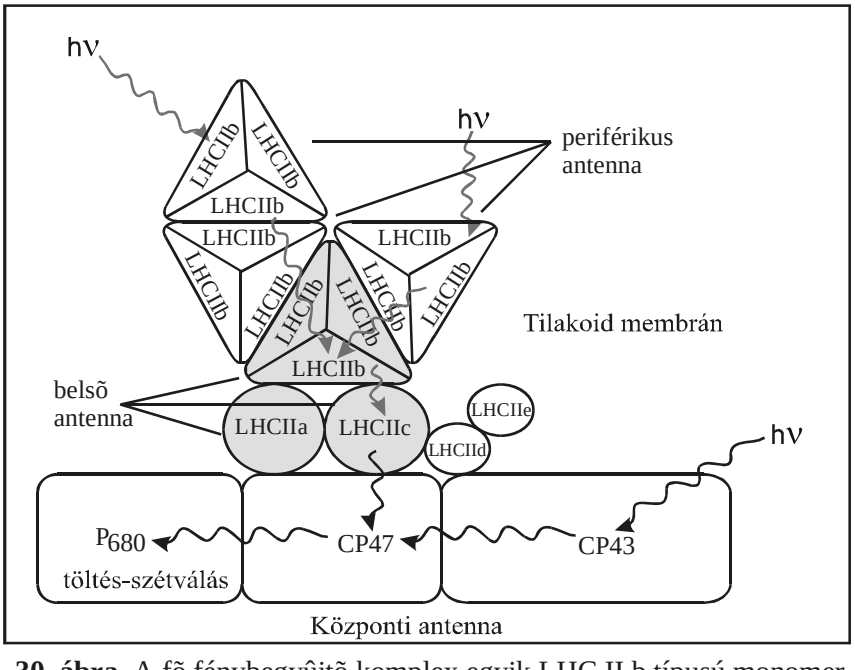
dimer. Mind a D1, mint a D2 még megköt egy-egy **feofitin-a** molekulát, a sztróma felõli oldalán pedig mindkettõ tartalmaz egy sajátos kinonkötõ helyet. A D2 polipeptid stabilan köti az elsõdleges **kinonakceptort**, a $\mathbf{Q_A}$-t, a D1 pedig labilisan, lazán köti a másodlagos kinonakceptort, a $\mathbf{Q_B}$-t, mely két elektron felvétele után (kétszeresen redukált állapotban) kilép a tilakoidmembrán lipidrétegébe és helyébe egy oxidált plasztokinon (egy másik Q_B) kötõdik be. A Q_A és Q_B között nem-hem típusú Fe^{2+} ion található, mely nem vesz részt az elektronszállításban. A Q_A viszonylag erõsen kötõdik a D2 polipeptidhez és csak egy-egy elektront képes fogadni a reakciócentrum felõl, a Q_B viszont egymás után két elektront tud felvenni, egyszeresen redukált Q_B^- állapotban nagyon stabil, megvárja egy újabb elektron érkezését a Q_A felõl, ekkor a Q_B^{2-} állapotban egyszerre felvesz 2 H^+-t a sztróma felõl, és így leválik a D1-rõl oldalirányban kidiffundálva a tilakoid lipidrétegének szabad plasztokinonállományába. A D1 polipeptid szintézisét nagyon gyors turnover jellemzi, és nagyon érzékeny a fotoinhibícióra (lásd késõbb). A PS II központi részéhez tartozik, a D1-D2 heterodimer mellett, két **citokróm b559** molekula. Mindegyik két fehérjealegységbõl áll, melyek átérik a tilakoidmembránt, és melyek egy-egy hisztidinjéhez közös hemcsoport kapcsolódik. A kettes fotokémiai rendszer teljesítményét túltelítõ erõs fényben fotoprotektív szerepet tölt be azáltal, hogy ciklizálja az elektronszállítást a PS II körül, így az elektronok nem jutnak tovább a PS I felé, elterelve az energiafölösleget a normális útról. Egy magas potenciálú és egy alacsony potenciálú formája van, a kettõ aránya pedig mûködési állapotától függ. Lehet, hogy a vízbontó komplex egyes állapotai közti átmenetet is segíti. A D1 és D2 akceptor oldalához (amely a sztróma felõli oldal, neve pedig azt jelzi, hogy õ kapja a gerjesztett reakciócentrum elektronját) egy kis kinonvédõ fehérje (QSP) is csatlakozik. A PS II központi együtteséhez (ang. „core complex”) tartozik még a fénybegyûjtõ *a/b*-klorofill-fehérje komplex központi része, ami a sztrómatilakoidokba kijutó, átépülõ PS II-rõl (PS IIß) sose válik le. Az egymást fedõ gránumtilakoidokban levõ funkcionális PS II-k (PS IIa) központi részét terjedelmes perifériás, mobilis fénybegyûjtõ pigment-protein komplex is körülveszi (perifériкus LHC II, LHC IIm), ennek mérete pedig a fényviszonyoktól függõen változik.

A hajtásos növények legelterjedtebb fénybegyûjtõ antennája a LHC IIb, mely trimerekké rendezõdik a tilakoid membránokban. Minden

a).LHC IIb monomér
(oldalnézet)



b).LHCII együttese
(felülnézet síkba vetítve)



30. ábra. A fõ fénybegyûjtõ komplex egyik LHC II b típusú monomerjének (a.) és a PS II-hez tartozó teljes együttesének (b.) modellje

LHC IIb monomer pigmentkötõ fehérjéje 3 alfahélixet alkot a membránon keresztül, az *a*- és *b*-klorofill molekulák viszonylag merõlegesen állnak a membrán felületére, az *a*-klorofillokat pedig keresztlánccként rögzíti két lutein molekula (l) a fehérjéhez. A PS II körüli fénybegyûjtõ együttesben a belsõ LHC IIb antennát egy LHC IIa és egy LHC IIc monomer kapcsolja a központi antenna CP47 egységéhez. Az LHC IId és LHC IIe monomerek szerepét még nem sikerült tisztázni (30. ábra).

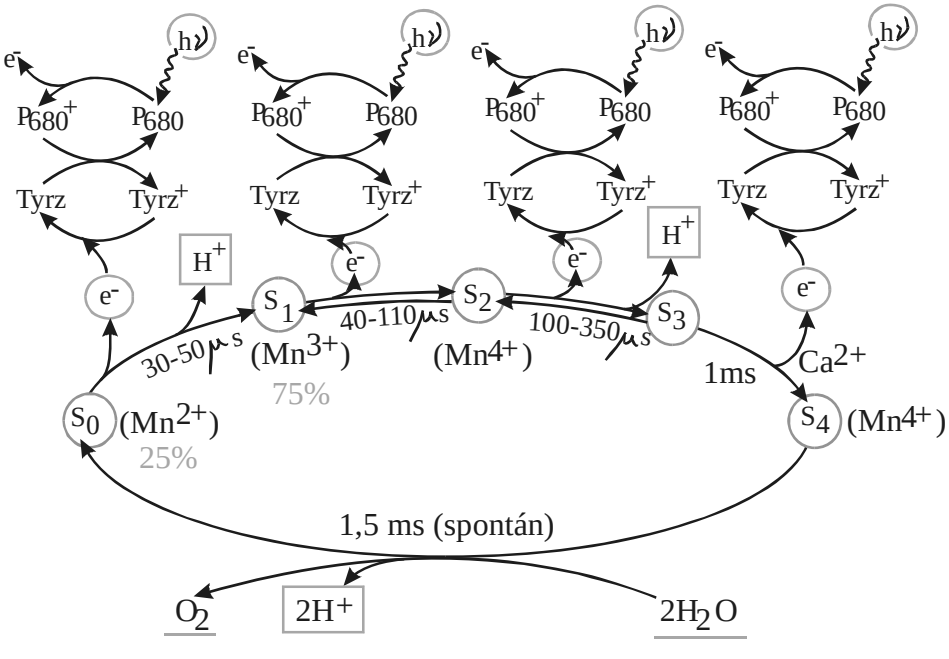
A PS II antennapigmentjei által elnyelt fotonok energiája a P 680 reakciócentrumba jut, ahol megtörténik az **elsõdleges fotokémiai reakció**, vagyis a gerjesztett P680 lead egy energizált elektront a D1-hez kapcsolt feofitin által képviselt elsõdleges akceptornak. Ezáltal a fényenergia felhasználódott arra, hogy a reakciócentrum klorofilljébõl nagyon erõs oxidáló tényezõ ($P680^+$) jöjjön létre az **elsõdleges töltés-szétválás** ($P680^+$ $Pheo^-$) során, a fényenergia kémiai energiává alakult. A PS II elsõdleges fotokémiai reakciója tehát: P 680 * + Pheo -> P 680^+ + $Pheo^-$. Ahhoz, hogy a töltés-szétválás stabilizálódjék (a $Pheo^-$-ról ne kerüljön vissza az elektron a $P680^+$-ra), a feofitin gyorsan leadja az éppen felvett elektront az elsõdleges kinonakceptornak, a Q_A-nak: $Pheo^-$ + Q_A -> Pheo + Q_A^-, ez pedig az elektront a Q_B-nek juttatja tovább. A Q_B által a gerjesztett reakciócentrumból származó energizált elektron elhagyja a PS II-t és a PS I felé szállítódik tova.

Az elektronhiányos $P680^+$ annyira erõs oxidáló tényezõ (redoxpotenciálja +1200mV), hogy képes a gyenge elektronleadó képességû, kis energiatartalmú vízmolekulából elektront elvonni. Eközben az oxidált (fény hatására felbomlott, fotolizált) vízbõl visszamarad a lumenbe kerülõ H^+ és az O_2. Tehát az oxigén a vízbõl származik a fényszakasz melléktermékeként. A vízbontó komplextõl az elektront a D1 polipeptid 161-es tirozinja, a **TyrZ** veszi át és juttatja közvetlenül a $P680^+$-ra ($TyrZ^-$ + P680+ -> TyrZ + P680).

A vízbontó enzimkomplex és a fotoszintetikus oxigéntermelés

A **vízbontó enzimkomplex** vagy oxigéntermelõ komplex a lumen felõl kapcsolódik a kettes fotokémiai rendszer donor oldalához (a víztõl a reakciócentrumnak elektront adó, lumenális végéhez). Legalább három (33, 23 és 16 KDa-os) polipeptidet tartalmaz, melyek hidrofil jellegûek,

így nem a membránban, hanem a gránumtilakoid membrán belsõ, lumenális felületén foglalnak helyet, reguláló sapkának is nevezik õket, és az LHC II belsõ felületével is érintkeznek részlegesen. A vízbontó komplex tartalmaz legalább 4 mangán iont, 2 klorid iont és egy kálcium iont. Térben a négy mangán szabályosan egy tetraéder csúcsaiban helyezkedik el. A 4 Mn közül kettõ jelenléte nélkülözhetetlen a vízbontáshoz azáltal, hogy egy-egy elektront továbbít, a másik kettõ pedig károsodás nélkül kicserélhetõ cink vagy réz ionokkal. A Ca^{2+} stabilizáló szerepet tölt be, egy második példánya az LHC II számára szükséges. A Cl^- valószínûleg segít a mangán redoxátmeneteiben. (A vízbontás tekintetében a szûkebb értelembe vett fotolízis kifejezés nem egészen pontos, mert nem közvetlenül a fény bontja a vizet, habár vízbontás csakis a fény közvetlen hatására következik be.) Egy oxigénmolekula négy elektron egymás utáni leadása során keletkezik két



31. ábra. A vízbontó komplex mûködése

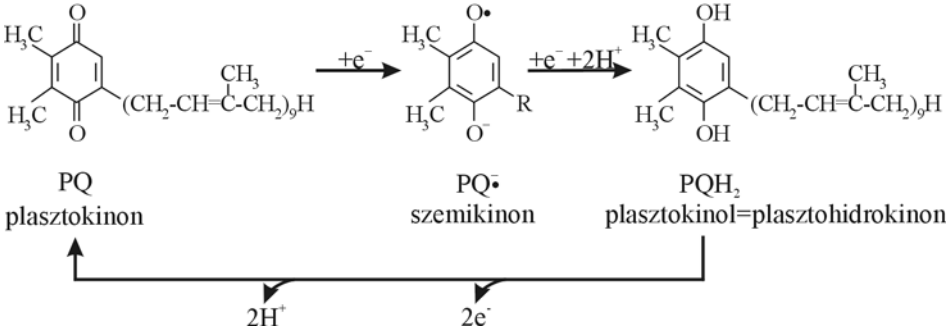
vízmolekulából, miközben a lumenben 4 H^+ gyûlik fel, a képzõdött O_2 pedig a lumenbõl a sztrómába diffundál.

A hosszas és intenzív kutatómunka ellenére ma még keveset tudunk a vízbontó komplex mûködésérõl. **Öt redoxállapota** van, melyek **ciklikusan** követik egymást, négy lépéses folyamatsorban (Kok-ciklus). Mûködését egymást követõ fényvillanások alkalmazásával vizsgálják. Sötétben adaptált növényi anyag az elsõ rövid fényvillanásra sohasem termel oxigént, a második felvillanás kis mennyiségû O_2 keletkezéséhez vezet, a harmadik felvillanásra pedig olyan nagy az O_2-kibocsátás, hogy messze felülmúlja azt az értéket, amit a folytonos fénnyel telítési intenzitáson észlelni lehet. A negyedik felvillanás oxigéntermelése már az elõbbinél kisebb. Az O_2 kibocsátásában oszcilláció tapasztalható, a maximumok pedig négyes periódusban jelentkeznek (a 3., 7., 11., 15. stb. felvillanáskor, de ezen maximumok egyre kisebbek). Ez az ingadozás egyre közelít a folytonos fényben mért értékhez, és kb. a 25. felvillanás után meg is szûnik. Tehát a vízbontó komplex négy lépésben gyûjti össze a töltéseket, miközben 5 állapotot vehet föl: So, S1, S2, S3, és S4, ez utóbbi pedig spontán módon visszaalakul So állapotba és a ciklus újrakezdõdik. A protonok az So, S2 és S4 állapotokból kiindulva keletkeznek (S4 -> So átmenetkor $2H^+$), egy-egy elektron pedig az S4 -> So visszaalakuláson kívül a többi négy lépés mindegyikében átadódik a vízbõl a TyrZ-nek, vagyis a vízbontó komplex egy ciklusa alatt a PS II-ben négy egymás utáni fotokémiai lépés zajlik (31. ábra).

Sötétben a vízbontó komplex az So és S1 állapotokban van, összhangban azzal, hogy a Mn stabil formái a Mn^{2+} és Mn^{3+}. Az S3 -> S4 átmenethez a Ca^{2+} jelenléte is szükséges, a Cl^- ionok pedig gyorsítják a Mn segítségével történõ elektronátadási folyamatokat. Sötétben az S2 és S3 állapot visszakerül az S1-be, aminek következtében sötétben a vízbontó komplexek kb. 3/4-e S1, 1/4-e pedig So állapotban található. Mindezek ismeretében megmagyarázható az egymás utáni felvillanások által eredményezett O_2-felszabadítás dinamikája (O_2 csak az S4 -> So lépésben keletkezik).

Az elsõ fényvillanáskor S1 -> S2 és So -> S1 átalakulások mennek végbe, így nem alakulhat ki S4 állapot, még akkor sem, ha egyes PS II-kben ezalatt két fotokémiai lépés is lejátszódhat, vagyis az elsõ felvillanásra sohasem képzõdik O_2. A második felvillanáskor S2 -> S3 és kisebb mértékben S1 -> S2 átalakulások mennek végbe, ami szintén nem járna O_2 termeléssel, ha a felvillanás alatt a PS II-k egy kis részében (kb. 5 %) nem történne két fotokémiai reakció. Mivel azonban

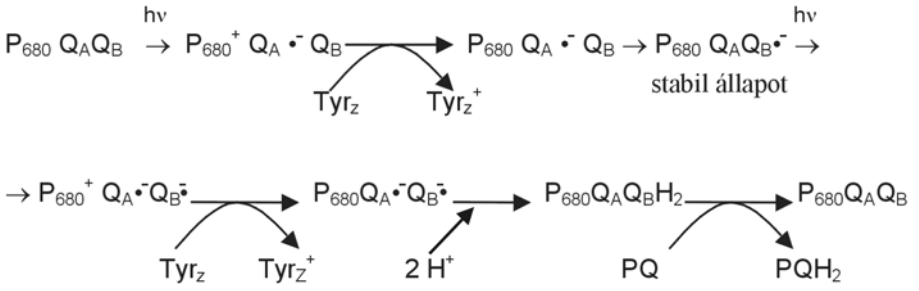
ez megtörténik, egyes PS II-kben a második felvillanáskor megjelenik az S4 állapot, tehát tapasztalunk egy kis O_2-termelést. A harmadik felvillanáskor alakul ki az S4 állapot a PS II-k csaknem 75 %-ában, és mikor ez spontánul So-ba tér vissza, a folytonos megvilágításkor termelõdõ O_2-mennyiségnek kb. háromszorosa szabadul fel. A negyedik felvillanáskor tapasztalt O_2-termelés a folytonos fényben észlelhetõ értékhez áll közel, mivel állandó megvilágításkor a négyféle S állapot (S1-S4) egyforma valószínûséggel (25-25 %) fordul elõ, sötétadaptált mintában pedig a negyedik felvillanásra jut S4 állapotba a PS II-k szintén kb. 25 %-a. Mivel azonban a sötétadaptáció által kialakított arányok a kettõs és a végbe nem menõ reakciók miatt fokozatosan megváltozhatnak, az O_2-termelés oszcillációja csillapodik a felvillanások számának elõrehaladásával, hiszen egy idõ után ugyanúgy 25-25 %-os



valószínûséggel fordulnak elõ az egyes S állapotok, mint folytonos fényben.

A plasztokinonok szerepe

A kettes fotokémiai rendszer víz:plasztokinon oxidoreduktázként mûködik. Központi együttesének (D1, D2, citokróm b559, 43 kDa-os és 47 kDa-os központi fénybegyûjtõ komplex) minden fehérjéjét a kloroplasztisz saját génjei (a „psb”-gének) kódolják. Lumenális donor oldalához a vízbontó komplex kapcsolódik, a sztróma felõli akceptor oldala pedig a Q_B-n keresztül áll kapcsolatban a plasztokinon állománnyal. A **plasztokinon** (PQ) a tilakoidmembrán lipidrétegében szabadon mozgó komponense az elektronszállító láncnak. A PS II-tõl átvett elektronokat továbbítja a citokróm b_6/f komplexnek, miközben a



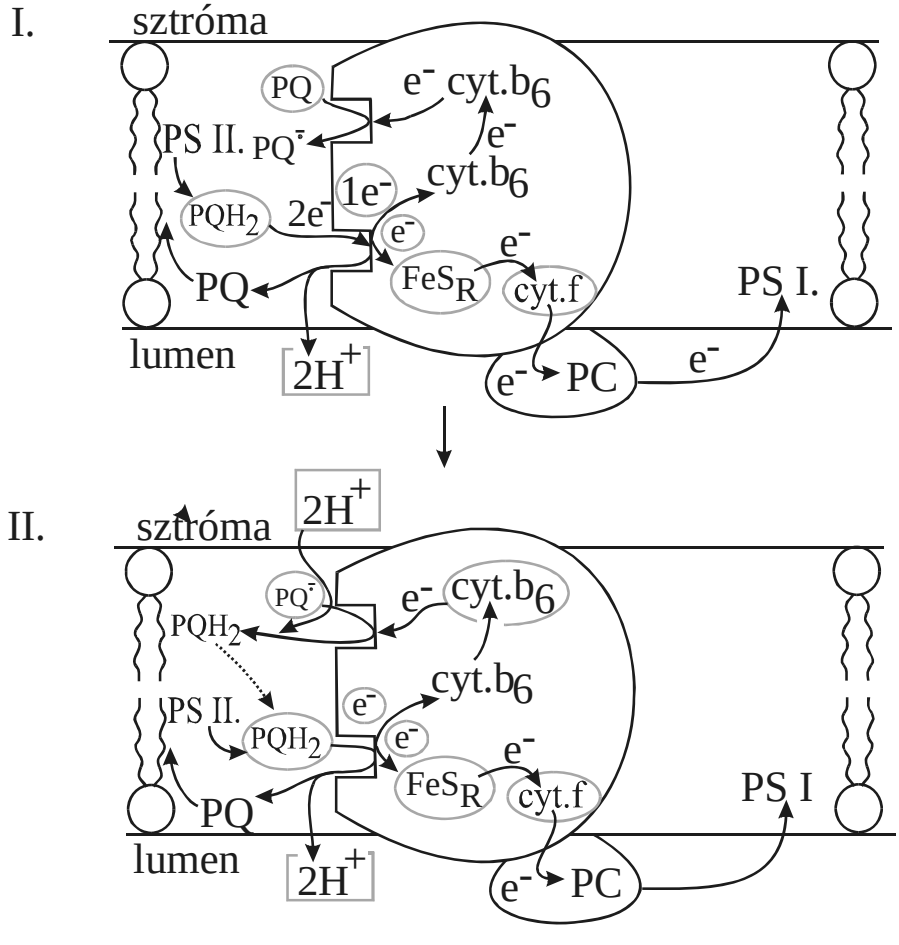
sztrómából protonpárokat juttat át a lumenbe, tehát a vízbontó komplex mellett hozzájárul az elektrokémiai protongradiens kialakításához (a lumen savasodásához) is. Erõsen lipofil (hidrofób) jellegét a két metilcsoporttal szubsztituált benzokinon gyûrûhöz kapcsolódó, kilenc izoprénegységbõl álló oldallánc biztosítja. Miután egy plasztokinon molekula a PS II-tõl felvesz két elektront, a sztrómából megköt 2 H^+-t is, így plasztohidrokinonná (PQH_2) vagyis plasztokinollá alakul. Amíg még csak egy elektront vesz fel, szemikinonként ($PQ^{\cdot-}$) van jelen. A PS II-tõl felvett két elektront a citokróm b_6/f komplexnek adja át és visszaalakul oxidált plasztokinonná:

A plasztokinon a fotoszintetikus elektrontranszportlánc legnagyobb mennyiségben levõ komponense, minden PS II reakciócentrumra kb. 40 plasztokinon jut, tartalékállománya pedig a sztrómában levõ plasztoglobulusokban található. A PS II reakció-centrumának egyelektronos lépései a Q_A-ról a Q_B-re való átadás szintjén alakulnak át a kinonokra jellemzõ kételektronos redoxlépéssé. A PS II-rõl leváló Q_BH_2 helyébe a gránumtilakoid lipidrétegébõl egy oxidált plasztokinon lép be, amely így új Q_B-vé válik. Nagy mobilitásának köszönhetõen a plasztokinon könnyen átviheti az elektronokat a gránumtilakoidokból a sztrómatilakoidokba. A PS II és a citokróm b_6/f komplex között a plasztokinonok közvetítésével történõ, fény hatására bekövetkezõ elektronszállítás lépései (a PS II akceptor oldalán) a következõk:

A citokróm b_6/f komplex szervezõdése és mûködése

A **citokróm b_6/f komplex** plasztokinol:plasztocianin oxidoreduktázként mûködik a PS II és PS I közötti lineáris (aciklikus)

elektronszállításban, valamint ferredoxin:plasztocianin oxidoreduktázként a PS I körüli ciklikus elektrontranszportban. Ugyanakkor hozzájárul (a plasztokinon felõli oldalán) a sztrómából származó protonok felgyûléséhez a lumenben. Felépítésében hat alkotó vesz részt. A két citokróm-b_6 (cyt. b563) molekula a komplex külsõ, sztróma felõli részében található és két hemcsoportjuk nem-kovalens módon kötõdik az apoproteinhez. A **citokróm-f** molekula a citokróm-c szerkezeti és funkcionális homológja, a komplex lumen felõli részében helyezkedik el, és hemcsoportja kovalens kötéssel kapcsolódik apoproteinjéhez. Ez adja át közvetlenül a PS II felõl jövõ egyik elektront a plasztocianinnak. A



32. ábra. A citokróm b_6/f komplex mûködése

komplex sajátos, ún. Rieske-féle Fe-S proteinje (FeS_R) a plaszto-hidrokinontól vesz át egy elektront és ezt továbbítja a citokróm-f-nek.

A FeS_R a komplex egyetlen komponense, melyet nem plasztidiális, hanem sejtmagban levõ gén kódol (tehát a citoszol riboszómáin képzõdik). Szerkezetében két nem-hem típusú Fe kapcsolódik össze két kénatom segítségével ("Fe-S kocka"). A redukált plasztokinon egyik elektronját a FeS_R-nek adja át (ez az elektron fog eljutni a plasztocianinra), a másikat pedig az egyik citokróm-b_6 veszi át (az alacsony, –150 mV-os redoxpotenciálú), majd innen a másik (a magas, –50 mV-os redoxpotenciálú) citokróm-b_6 hemje, ahonnan szemikinon intermedieren át ez az elektron visszajut a plasztokinonra, miközben két proton jut a lumenbe. A citokróm b_6/f komplexnek két kötõhelye van a plasztokinon számára (32. ábra): a lumenhez közelebb levõn csak a PQH_2 tud megkötõdni és oxidálódni PQ-vá, a sztrómához közelebbin pedig a PQ és PQH kötõdhet meg és kaphat egy elektront a magas redoxpotenciálú citokróm-b_6-tól, vagy a sztrómában levõ mobilis, redukált ferredoxintól (ebben az esetben a PS I felõl), és ennek oxidálásakor szintén proton transzlokálódik a sztrómából a lumen felé. A PS I körüli ciklikus elektrontranszportban a komplex egyik citokróm-b_6 molekulája vesz részt, a komplex sztróma felõli oldalához kapcsolódó, ferredoxin:plasztokinon oxidoreduktáz aktivitású flavoprotein által. Ugyancsak ezen szerkezethez csatlakozik még egy kis (19 kDa-os) polipeptid (a komplex IV-es alegysége), amelynek a plasztokinon megkötésében van szerepe.

A vektoriális elektronszállítás és tilakoidális protontranszlokáció mellett, a citokróm b_6/f komplexnek fontos szerepe van a gerjesztési fényenergia kiegyensúlyozott megoszlásának szabályozásában a kétféle fotokémiai rendszer között. A komplex redoxállapota irányítja annak a kináznak a mûködését, amely az LHC II mobilis részét foszforiláció útján a gránumtilakoidokból (a PS II körül) a sztrómatilakoidokba (a PS I köré) juttatja, csökkentve a PS II és növelve a PS I fénybegyûjtõ tevékenységét. A mobilis antennaegyüttesek oldalirányú újraeloszlását a tilakoidokban az egyes citokróm b_6/f komplexek egyidejû elmozdulása is követi a gránumtilakoidokból a PS I-et tartalmazó sztrómatilakoid régiókba. Így a citokróm b_6/f komplex megvalósítja a fényenergia felfogásának és az elektrontranszportnak az interaktív, összehangolt

szabályozását, és dinamikája a fényviszonyok megváltozásához való gyors akkomodáció egyik molekuláris mechanizmusát jelenti. Tehát az egyes citokróm b_6/f komplexek reverzibilis oldalirányú újraeloszlása a tilakoidrégiókban közrejátszik az ATP és NADPH együttes termelõdését eredményezõ lineáris elektronszállítás és a csupán ATP-képzõdéssel járó ciklikus elektrontranszport, vagyis az ATP/NADPH arány szabályozásában.

A plasztocianin jellemzõi

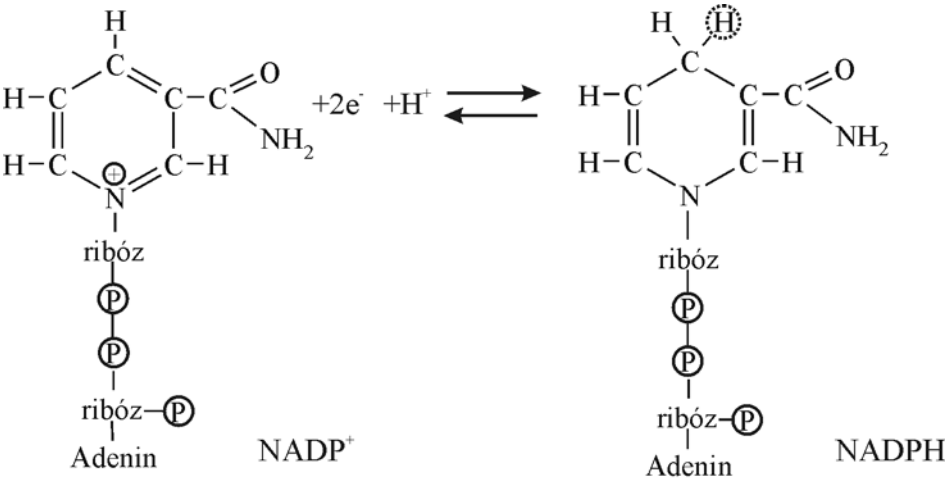
A **plasztocianin** a citokróm b_6/f komplex citokróm-f-jétõl a PS I reakciócentrumához elektront szállító kis, hidrofil, mobilis molekula, mely nem a tilakoidmembránban, hanem ennek lumen felõli oldalán található, kb. 2-3-szor nagyobb mennyiségben, mint a PS I és a citokróm b_6/f komplex száma. Néhány algafajnál egy citokróm-c553 helyettesíti. A plasztocianin tetramerként mûködõképes, és redoxaktív elemként 2 vagy 4 réziont tartalmaz, melyek egyes ciszteinegységek –SH csoportjához kötõdnek. Mivel sejtmagban levõ gén kódolja, a citoplazma riboszómáinak szintjén képzõdik, és számos egymás utáni szignál-szekvenciát tartalmaz, melyek segítségével átjut a plasztisz mindkét határolómembránján és a sztróma felõl a tilakoidmembránon is. A lumenbe kerülve rezet köt meg és hozzákapcsolódik a tilakoidmembrán belsõ felületéhez, mely mentén elektrosztatikus erõk által irányítva könnyen mozog. Oxidált formája molekulánként 9 negatív töltést visel, izoelektromos pontja pedig 4-es pH körüli (ami könnyen elérhetõ fény hatására történõ lumensavasodás, vagyis protonfelgyûlés által). A redukált plasztocianin (PC^+) elektrosztatikus kölcsönhatásba kerül a citokróm-f egyes argininrészeivel, a felvett elektront pedig (amely a PS II reakciócentrumából ered) elviszi a PS I-hez. Itt a Psa F jelzésû, lumen felõli fehérjekomponens pozitív töltésû 6 hidrofil tartományának lizinjei úgy orientálják a negatív töltésû plasztocianint, hogy a Cu^+ könnyen át tudja adni egyik elektronját a fényelnyelés során oxidált állapotba került (elektronhiányos) $P700^+$ reakciócentrumnak.

Az egyes fotokémiai rendszer, a ferredoxin és a $NADP^+$ redukciója

Az **egyes fotokémiai rendszer** (PS I) plasztocianin:ferredoxin

oxidoreduktázként mûködik az egymást nem fedõ, sztrómával érintkezõ tilakoidmembránokban. Molekuláris szerkezete jelenleg kevésbé ismert, mint a PS II-é. Központi részének polipeptid heterodimérjét a plasztisz saját ’Psa” génjei kódolják, két perifériкus fénybegyûjtõ komplexének (LHC Ia és LHC Ib) fehérjéi pedig a citoplazma riboszómáiban szintetizálódnak, a sejtmagban levõ „cab” gének alapján. Hidrofób polipeptid-heterodimérjéhez (PsaA és PsaB) átlagosan 140 fénybegyûjtõ klorofillmolekula kapcsolódik, PsaA polipeptidjéhez pedig a PS I **reakciócentruma**, a sajátos *a*-klorofill dimér által képviselt **P700** is kötõdik. A P700 szintjén, akár a PS II P680-ja esetében, a fényenergia hatására megtörténik az elsõdleges fotokémiai reakció vagy **primer töltés-szétválás**, amikor a gerjesztett P700 leadja energizált elektronját az elsõdleges akceptornak, az így létrejövõ elektronhiányt pedig a plasztocianintól pótolja, a P680-ból kiindult (PS II felõl jövõ) elektronnal. A heterodimer PsaB polipeptidjéhez a lumenális oldal felõl a plasztocianinnal való kölcsönhatásért felelõs PsaF fehérje kapcsolódik. Szintén a PsaB tartalmazza azt a 3 hisztidinnel rendelkezõ régiót is, amely az elsõdleges akceptort képviselõ, **Ao** jelzésû *a*-klorofill monomer megkötésében játszik szerepet. A PS I másodlagos elektronakceptora az **A1** jelzésû **K1-vitamin** (fillokinon = 2-metil-3-fitil-1,4-naftokinon), melynek egyik molekulája a PsaA-hoz, a másik pedig a PsaB-hez kötõdik, redoxpotenciálja pedig –800mV. Tõle az energizált elektront az elsõdleges kötött **ferredoxin-akceptor**, a **FeSx** veszi át. Ez 4Fe-4S központtal rendelkezik, ciszteincsoportjai mind a PsaA-hoz, mind a PsaB-hez hozzákapcsolódnak. (A PsaB-nek FeSx-kötõ, 100 aminosav sorozatából álló szakasza nagyon jól konzerválta teljes szerkezetét az egész növényvilágban.) –730 mV-os redoxpotenciálja a legnegatívabb az összes biológiai szerepû FeS központoké közül. A FeSx-rõl az elektron a PS I központi együtteséhez szintén szorosan kötött, a sztróma felõli oldalon rögzült két másik ferredoxinra, a **FeS_A** és **FeS_B** jelzésû, 4 Fe-4S tartalmú központra kerül át. Innen a PS I reakciócentrumából származó elektron a szabad, szolubilis ferredoxinra (Fd) jut, amely kis hidrofil molekulaként a tilakoidmembrán sztróma felõli felülete mentén mozoghat. A FeS_A és FeS_B a PS I sztróma felõli PsaC polipeptid egyes ciszteinjeihez rögzül, a Fd pedig a PsaD jelzésû periférikus fehérjével lép elektrosztatikus kölcsönhatásba. A PS I központi része még tartalmaz néhány kisméretû, integráns polipeptidet (PsaI, PsaJ, PsaK, PsaL), melyek valószínûleg a membránon belüli lipid-protein kölcsönhatásokat segítik elõ, a sztróma felõli oldalon levõ PsaH pedig úgy tûnik, hogy az

LHC I fénybegyûjtõ pigment-protein komplex stabilizációjában játszik közre a PS I központi együttese körül. A gránumtilakoidok egymást nem fedõ szélsõ membránrészeiben levõ PS I-ek (PS Ia) antennarendszere kb. 40 %-kal nagyobb, mint a sztrómatilakoidokban levõké (PS Iß), ami annak tulajdonítható, hogy a PS Ia-hoz az LHC II mobilis, perifériku



része is csatlakozhat. Ez magyarázza azt is, hogy a PS Ia 60-100 %-kal több *b*-klorofillt tartalmaz, mint a PS Iß. Valószínû, hogy kisebb fénybegyûjtõ antennájának köszönhetõen a PS Iß erõsebb fényen telítõdik, mint a PS Ia, és a ciklikus elektrontranszporthoz kapcsolt ATP-szintézis (ciklikus fotofoszforiláció) útján ATP-többletet hoz létre, ami szükséges az erõs fényben zajló kijavító folyamatok fenntartásához, valamint a keményítõ és a fehérjék fokozott képzõdéséhez.

A sztromatikus, mobilis **ferredoxin**, melynek 2Fe-2S tartalmú központja van, több úton is képes továbbadni az elektront. A legáltalánosabb eset az, amikor a PS I környéki tilakoidmembrán szakasz sztróma felõli oldalán levõ, szolubilis, FAD-tartalmú flavoprotein, a **ferredoxin-NADP$^+$-oxidoreduktáz** (FNR) közvetítésével az elektron a NADP$^+$-re, a fényszakasz végsõ akceptorára kerül át, ezt redukálva.

A ferredoxin-NADP$^+$-oxidoreduktáz genetikai kódja a sejtmagban lokalizált. Az enzimnek három funkcionális doménje van: az egyik az allosztérikus hely, amely a prosztetikus csoportot (FAD-t) tartalmazza, a másik kettõ pedig szubsztrátumkötõ hely: egyik a NADP$^+$, másik a Fd számára. A NADP$^+$ egy lizin segítségével kötõdik töltésátvitel útján az

enzimhez, a ferredoxin pedig kovalens kötéssel kapcsolódik három karboxilcsoport segítségével lizin és arginin egységek amino csoportjához. Az allosztérikus régió szintjén az $NADP^+$ jelenléte fokozza az enzim affinitását a ferredoxinnal szemben. Az enzim 2 elektront juttat a $NADP^+$-ra, amihez két egymás utáni ferredoxin molekulát kell oxidálni. A $NADP^+$ redukciójakor a molekula nikotinamid részére két elektron és egy proton addíciója történik:

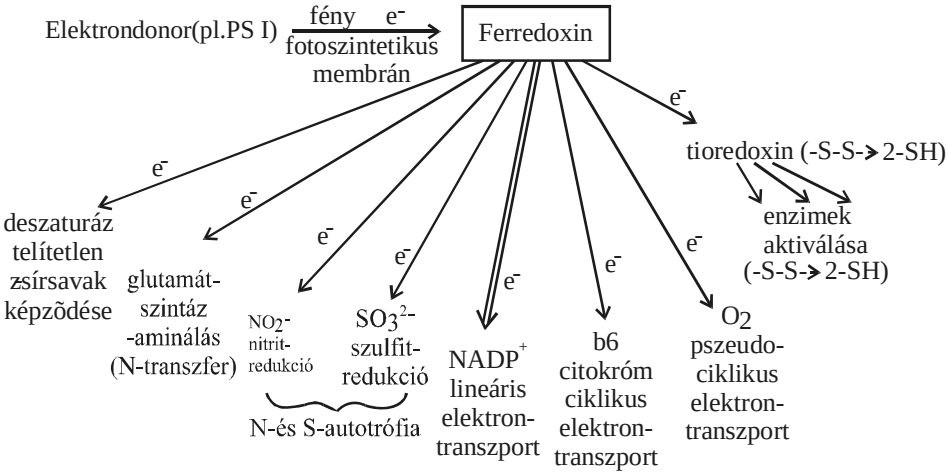
Az elektronátadást követõ $NADP^+$ általi H^+-felvétel a sztrómából, a vízbontó komplex és a plasztokinol-citokróm b_6/f komplex mûködése mellett, hozzájárul ahhoz, hogy a fény jelenlétében, a tilakoidális elektrontranszport során sokkal több proton legyen a tilakoidkorongok lumenjében, mint a sztrómában, vagyis ahhoz, hogy jelentõs protongradiens alakuljon ki a tilakoidmembránok két oldala között.

A fotoszintetikus elektrontranszport típusai és élettani szerepeik

A szolubilis ferredoxin a PS I-tõl felvett elektront vissza tudja juttatni a citokróm b_6/f komplex sztróma felõli b_6 citokrómjára (ciklikus elektronszállítás a PS I körül), ekkor nem történik vízbontás és $NADP^+$ redukció, de a plasztokinon általi protontranszlokáció következtében megvalósulhat az ATP-szintézis. Normális körülmények között ez a **ciklikus elektrontranszport** nagyon ritka, de elõtérbe kerülhet akkor, amikor már felgyûlt a redukált NADPH (pl. anaerobiózis) és csak ATP-re van szükség (pl. cukrok foszforilációjához, keményítõképzéshez, ionfelvételre), vagy a kizöldülés kezdetén, amikor még csak a PS I mûködik, a PS II viszont nem, ugyanis még nincsenek gránumok. A ferredoxin a PS I-tõl felvett elektront a citokróm-b_6 magas redox-potenciálú formájára juttatja vissza, amely közel van a PQ és $PQ^{\cdot -}$ kötõ helyhez, így ezek felé képes továbbítani az elektront. Ezt H^+-felvétel kíséri a sztrómából, a létrejövõ PQH_2 pedig megkötõdik a komplexnek a lumenhez közelebb álló kötõhelyén, ahol az egyik elektron a FeS_R-re, innen pedig a citokróm-f-re és a plasztocianin közvetítésével a PS I-be kerül vissza. A körfolyamat nettó eredménye a protonok átkerülése a sztrómából a lumenbe, ami az ATP-szintézishez használódik fel.

A lineáris és ciklikus tilakoidális elektrontranszport mellett létezik

egy **pszeudociklikus elektronszállítás** is, melyhez szintén fotofoszforiláció kapcsolódik. Ez akkor következik be, amikor a lineáris elektronszállító lánc ferredoxinja elektront visz át a molekuláris oxigénre: $1/2\ O_2 + 2e^- + 2H^+ \rightarrow H_2O$. Ez az ún. **Mehler-reakció**, amely által szétkapcsolható a fotoszintetikus ATP-képzõdés a $NADP^+$ redukciójától. Víz helyett az oxigénbõl elektronátvétellel szuperoxid gyök vagy hidrogén-peroxid is keletkezhet, ami a Mehler-reakció káros oxidatív



33. ábra. A ferredoxin általi elektrontovábbítás lehetséges útjai

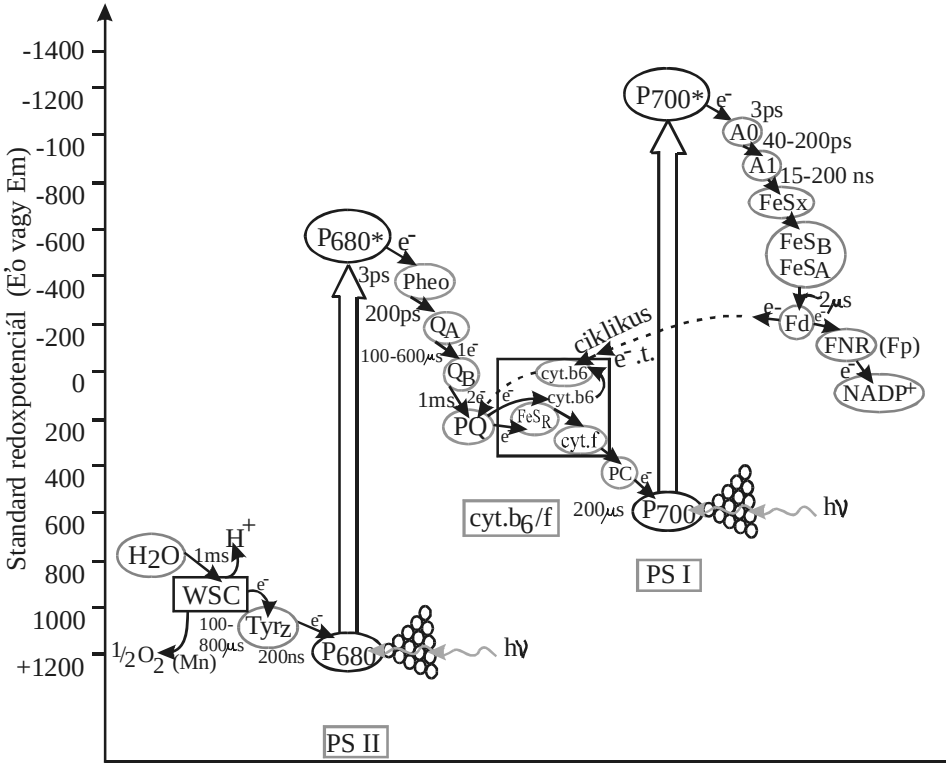
mellékhatása. Természetes körülmények között a pszeudociklikus út ritka, és jelentõsége talán az, hogy fényben, a fotokémiai reakciók és az ATP szintézis leállítása nélkül, megakadályozza a redukálóerõ (NADPH) túlzott felhalmozódását. A ciklikus elektrontranszporttal ellentétben, anaerob körülmények között nem mûködik, így ilyenkor nem tud ATP-t szolgáltatni a gátolt aerob légzés helyett.

A ciklikus és pszeudociklikus elektrontranszporttal szemben, a **lineáris elektronszállítás** folyamatainak együttesét, mindkét fotokémiai rendszer mûködésével, vagyis a teljes fotoszintetikus elektrontranszport folyamatot, mely vízbontás eredményeként O_2-képzõdéssel jár, függetlenül attól, hogy a fotokémiai reakciósor végsõ akceptora természetes (a $NADP^+$) vagy mesterséges (pl. az oxidált 2,6-diklórfenol-indofenol, DCPIP), **Hill-reakció**nak nevezzük.

A sztrómatilakoidok külsõ felszínéhez lazán kötõdõ ferredoxin az elektronszállítás elágazási pontja a nitrit és a szulfit redukciója irányába,

a glutaminsav szintéziséhez szükséges redukálóerõ biztosításához, valamint forrása lehet aktivált oxigénformák (szinglett oxigén és H_2O_2) keletkezésének, amikor elektronját a fotolízis során keletkezõ molekuláris oxigénre juttatja. Nagy jelentõsége lehet a ferredoxin és a tioredoxin (Td) közti elektronátadásnak is, a növényi sejtek redoxállapotának szabályozásában, az oxidatív stresszhatások kivédésében és több enzim fény általi szabályozásában. Eképp a ferredoxin által a fotoszintézis fényszakaszában keletkezõ redukáló erõ a növényi anyagcsere számos más folyamatában is közvetlenül hasznosulhat. Így a kloroplasztiszok szintjén a fotokémiai reakciókhoz kapcsolódik a növényi nitrogénanyagcsere, a kénmetabolizmus, a köztes lipidanyagcsere stb. egy-egy kulcsfontosságú lépése. Ugyanezen elektrontranszfer által valósulhat meg a fény szabályozó hatása az enzimek mûködésében és a stresszreakciókban (33. ábra).

A **két fotokémiai rendszert összehasonlítva** megállapítható, hogy mindkettõnek a reakciócentruma *a*-klorofill dimer, mely polipeptid heterodimerhez kötõdik. Mindkét reakciócentrum a vele kapcsolatban



34. ábra. A fotoszintetikus elektrontranszport Z-sémája

álló összes többi pigmentmolekulánál nagyobb hullámhosszú vörös fényt is képes elnyelni. Mindkét reakciócentrum elsõdleges akceptora porfirinvázú monomer. Fény általi gerjesztés során a PS II reakciócentruma erõs oxidáló tényezõt, a PS I reakciócentruma pedig erõs redukáló tényezõt hoz létre. A PS II akceptor oldalán kinonok, a PS I akceptor oldalán pedig Fe-S központok (ferredoxinok) veszik át az elektronokat. Mindkét fotokémiai rendszer donor oldala a lumen felé, akceptor oldala a sztróma felé néz. A donor oldalán a PS II mangánion segítségével, a PS I pedig rézion által kap elektront. A hosszútávú elektrontovábbítást biztosító kis, mobilis molekulák közül a plasztokinon a tilakoidmembrán belsejében, a plasztocianin a lumenális felületen, a ferredoxin pedig a sztróma felõli oldalon található. A fényenergia begyûjtése mindkét fotokémiai rendszer szintjén saját antennakomplex által biztosított. Az elektronszállítók fémion komplexek és aromás csoportok, melyek legnagyobb része fehérjékhez kötött. A fehérjék elsõsorban azáltal ellenõrzik a redoxpárok közti irányított elektron-szállítást, hogy meghatározzák az egyes elektronszállítók közti távolságot és a fémionok, valamint az aromás csoportok elektromos környezetét. A fehérjekomponensek közti elektronátadást, akár a fehérjemolekulán belülit is, a távolság és a szabadenergia határozza meg, valamint két fehérje szoros kapcsolatba kerülésének a valószínûsége.

A fotokémiai rendszereken kívül az elektronszállítás iránya mindig pozitívabb redoxpotenciál-értékek felé tart, tehát exergonikus. A két reakciócentrum fényenergia általi gerjesztett állapota az a két folyamat, mely sok energiátt juttat a tilakoidális elektrontranszport láncba, ami a redoxpotenciál kb. 1800 mV-tal negatívabbá válását eredményezi mindkét fotokémiai rendszer szintjén. A fotoszintetikus elektrontranszportot, az alkotók redoxpotenciáljának figyelembe vételével, az ún. **Z-séma** segítségével szokás ábrázolni (34. ábra).

A fényreakciókból rendelkezésre álló kb. 1,8 eV/kvantum szabad energiának csak kb. a fele (kb. 1 eV/elektron) köthetõ le vegyi formában.

A fotokémiai reakciók közül a plasztokinon oxidációja a leglassúbb lépés (T1/2 = 20 ms), így ez az egész folyamat sebességkorlátozója. Mivel az elsõdleges töltés-szétválást követõ elektronszállítás energetikai szempontból lefele halad (alacsonyabbtól magasabb redoxpotenciál felé), ez szolgáltatja a szabad energiát a protongradiens kialakításához. A fotoszintetikus membránok gyakorlatilag két dimenzióra korlátozzák az elektronszállítást, ami a

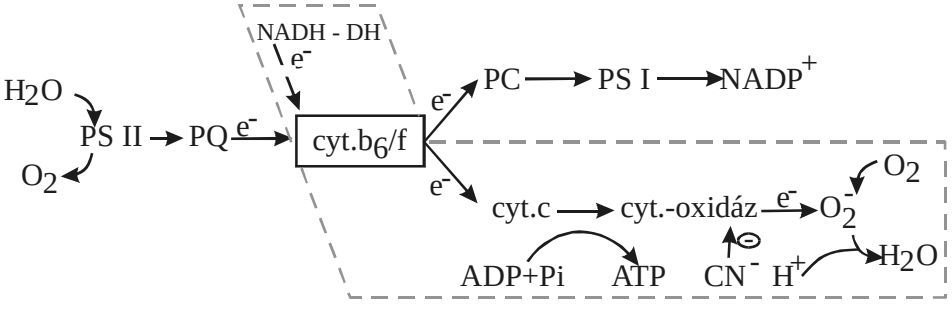
mobilis elektronhordozók esetében növeli diffúziójuk során a véletlenszerû találkozások esélyét. Továbbá, a plasztocianin mobilis volta miatt bármelyik citokróm b_6/f komplex kölcsönhatásba kerülhet számos PS I-gyel. Ugyanez érvényes a plasztokinonra is, amely többszörös mennyiségben van jelen a PS II komplexek számához viszonyítva.

A fényenergia hasznosításának, illetve átalakításának lényege az, hogy mindkét fotokémiai rendszerben a gerjesztett klorofill (P680 és P700) leadott elektronjával redukál egy akceptormolekulát.

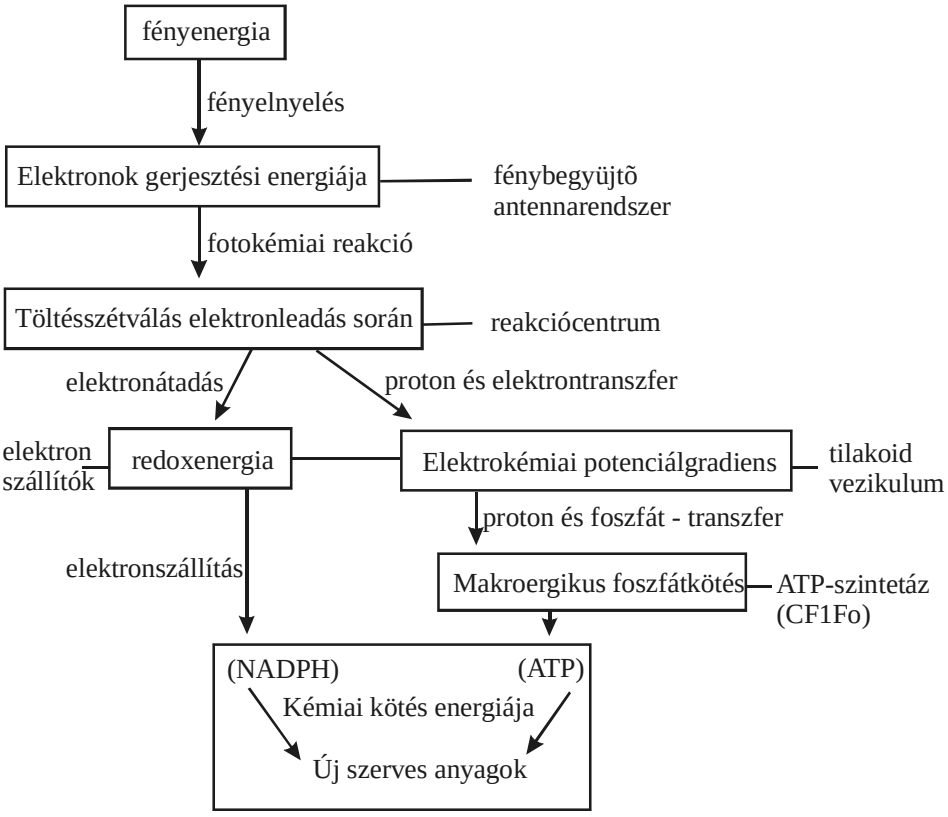
A klororespiráció

A **klororespiráció** vagyis a kloroplasztiszokban zajló légzési folyamat, a fotoszintézishez kapcsolódó, ma még kevésbé ismert jelenség, melyet 1982-ben mutattak ki elõször egyes algáknál. Ma úgy tûnik, hogy a folyamat számos hajtásos növény kloroplasztiszaiban is mûködik, tehát bizonyos mértékben általános jelenség, habár intenzitása nagyon különbözõ lehet, és ezért nem mindig mutatható ki. Erõs fényben gátolt, gyenge fényben erõsödik.

Útja a **fotoszintetikus elektrontranszport-lánccal keresztezõdik** a plasztokinon állomány és a citokróm-b_6/f komplex szintjén, ennek a tilakoidális redoxláncnak az egyes komponenseit használja, miközben egy **NADH-dehidrogenáztól** az elektronok áthaladnak végül egy citokrómoxidáz komplexre, amely átadja õket az O_2-nek,



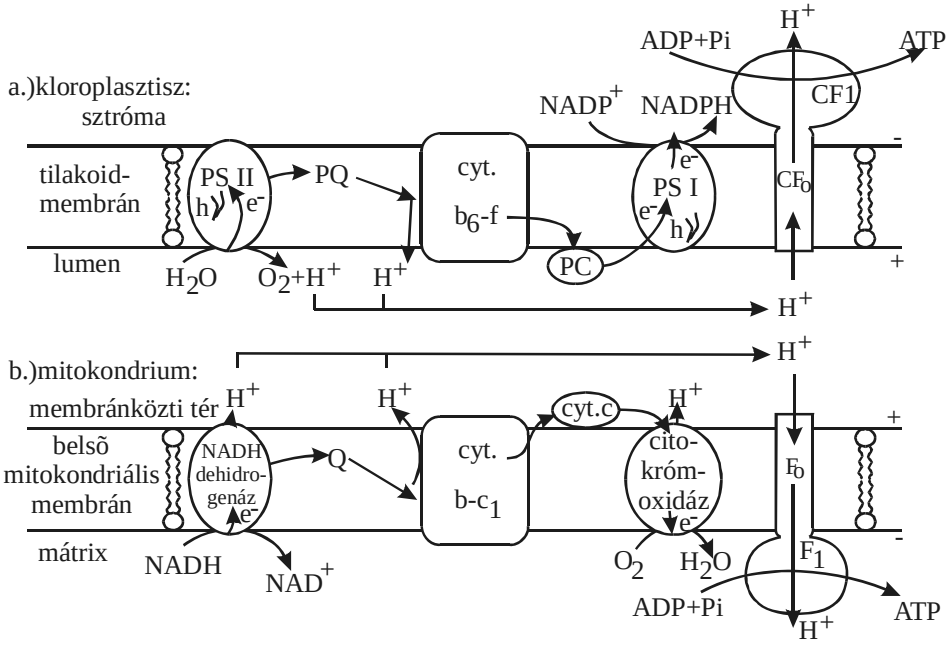
35. ábra. A klororespiráció lehetséges útja (szaggatott vonallal bekeretezve)



39. ábra. A fotoszintetikus energiaátalakulások vázlata

állapotban van. Kezdetben a CF1 egyik katalitikus helye lazán megköt egy ADP és egy Pi molekulát. A fehérje konformáció változása által ez erõs kötõhellyé alakul a képzõdött ATP számára. Ezután a protonáramlás olyan konformáció változást idéz elõ, amely hatására az ATP kiszabadul a vizes közegbe. Tehát a protonok elektrokémia gradiense által szolgáltatott energia arra használódik fel, hogy csökkentse a kötõhely affinitását az ATP számára. A három katalitikus hely egymással közremûködik, vagyis konformációs állapotaik között kapcsolat van (38. ábra).

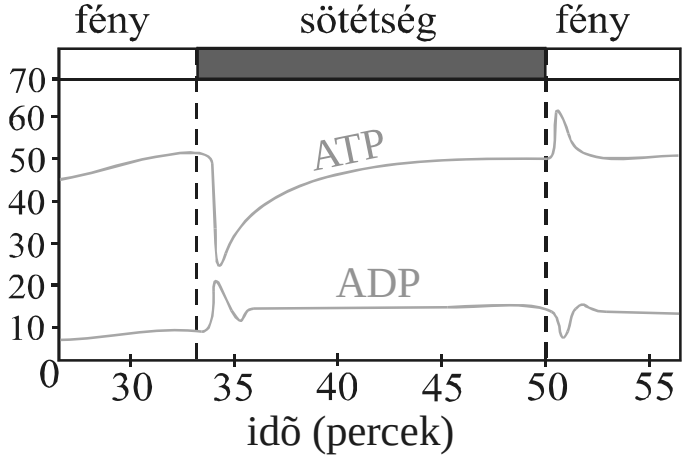
A mitokondriumtól eltérõen, ahol a protongradiens energiájának jelentõs része transzportfolyamatokra (szubsztrátumok, ionok membrán-transzportjára) használódik, a kloroplasztiszban a $D\mu_{H+}$ egyetlen fogyasztója az ATP-szintetáz. A CF1Fo nagyon hasonlít a mitokondriális



40. ábra. A kloroplasztisz és a mitokondrium energiakonzerváló rendszerének összehasonlítása

F1Fo-hoz, de nemcsak egy, hanem számos alegysége szintetizálódik az organellum saját riboszómáiban (a kloroplasztisznak amúgy is nagyobb a genomja).

Összegezve a fényszakasz folyamatait elmondható, hogy a fotoszintézis során a fény által szolgáltatott, pigmentek által felfogott és továbbított energia nagy része szabad **redoxenergia**ként (ami a vegyi

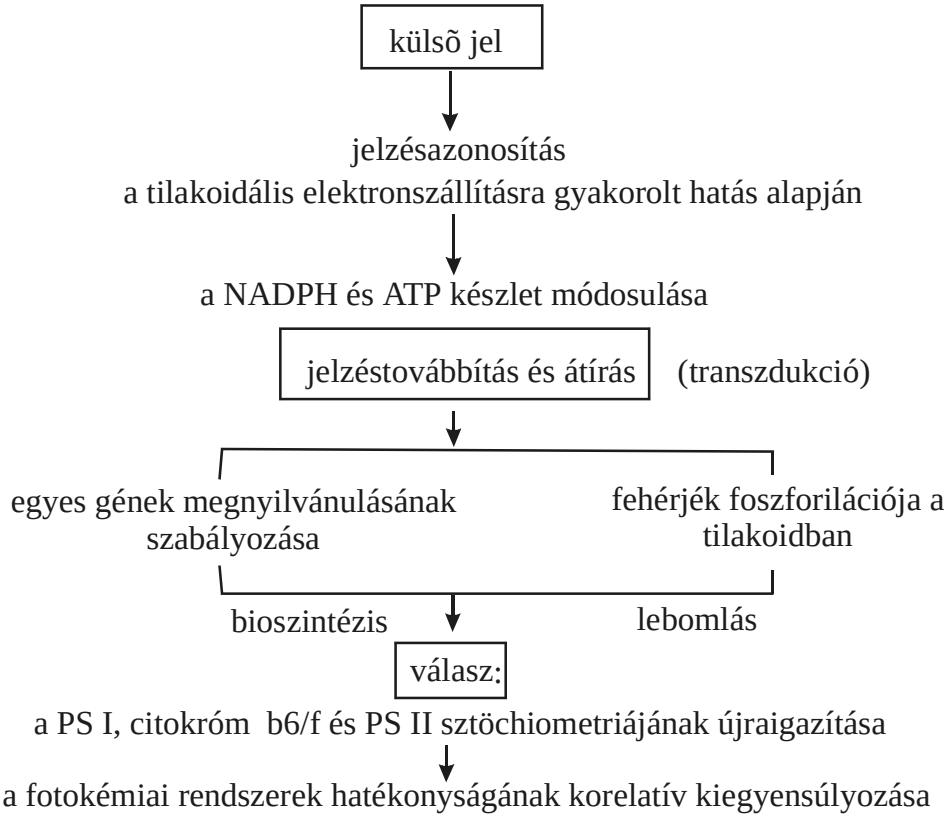


41. ábra. Algasejt ATP-tartalma fény-sötétség-fény átmenetek során

energia egyik formája) elraktározódik a NADPH-ban, hogy majd késõbb felhasználódjék a CO_2 redukciójához a szerves anyagokba való beépítés során.

Emellett a tilakoidális elektronszállító reakciók protonokat koncentrálnak a tilakoidvezikulumok lumenjébe és elektromos potenciált hoznak létre a fotoszintetikus membránon keresztül. Ezen folyamatban az elektronszállítási reakciók átalakítják a szabad redoxenergiát a protonok **elektrokémiai potenciál**jává. Ez alakul át ATP-szintéziskor az új makroergikus **foszfátkötés kémiai energiájá**vá, amely majd átadható egy másik molekulának a bioszintetikus folyamatokban (39. ábra).

A kloroplasztisz tilakoidmembránjaiban a fény által fenntartott elektrontranszportlánc a víztõl a $NADP^+$-ig, valamint a mitokondrium belsõ membránjában a lebomló szerves anyagokból származó elektronok transzportlánca a NADH-tól (és $FADH_2$-tól) az oxigénig nagyon hasonlít egymáshoz. Ugyanígy, a kloroplasztiszban történõ



42. ábra. A fotokémiai rendszerek közötti arány szabályozásának vázlata

fotofoszforiláció és a mitokondriális oxidatív foszforiláció alapmechanizmusa ugyanaz, és közöttük, mint az élõvilág két energiakonzerváló folyamata között, jól észlelhetõ párhuzam létezik, egyik a másikéval komplementer, és mivel energiaforrásuk más, lényegében ugyanazon elvi alapon ellentétes irányban mûködnek (40. ábra). A bioenergetikai folyamatok csakis membránokhoz kötötten zajlanak, az elektronok pedig vagy a víz hidrogénjébõl származnak, vagy pedig a víz hidrogénjébe lépnek be.

Fény jelenlétében az asszimiláló sejtekben, amíg a fotoszintézis zajlik és fotofoszforilációval állandóan termel ATP-t (ennek egy része pedig nem használódik fel a szénasszimilációban, hanem kijut a kloroplasztiszokból), az **adenilát-cikluson** (ADP-ATPegyensúlyon) keresztüli szabályozás következtében a **mitokondriális légzés** szünetel vagy nagyon alacsony szinten folyik (**Kok-effektus ,** 41. ábra).

Amikor besötétedéskor a fotofoszforiláció leállása miatt rövid idõre csökkenni kezd az asszimiláló sejtek ATP-szintje, kb. tíz percen belül ez a szint visszaáll eredeti értékére, mert megfelelõ mértékben fokozódik a mitokondriális oxidatív foszforiláció. Így a sejt össz-ATP-termelése nem függ a nappal-éjszaka (fény-sötétség) átmenettõl.

A fényszakasz szabályozása

A fényenergia hatékony fotokémiai hasznosításához az szükséges, hogy a nagyon változatos fényviszonyok ellenére a kétféle fotokémiai rendszer kiegyensúlyozott, összehangolt mûködése biztosítva legyen. A besugárzás módosulásai változásokat idéznek elõ a P680 és P700 szintjén történõ töltés-szétválások rátájában, és ennek következtében a kétféle fotokémiai rendszert sorba kötõ elektronszállító és protontranszlokáló komponensek redoxállapota állandóan változik, így módosul a NADPH és az ATP képzõdésének üteme is (42. ábra).

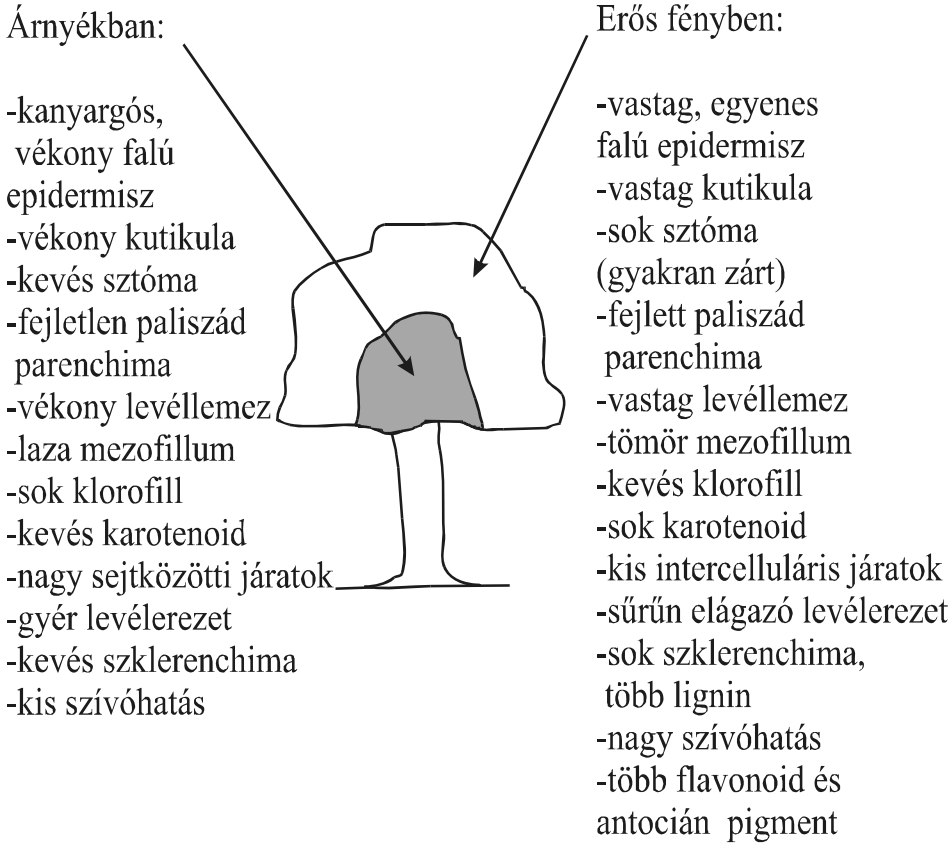
A megváltozott megvilágítási feltételekre adott gyors válaszként a fénybegyûjtõ pigment-protein komplex mobilis része átvándorol az egyik fotokémiai rendszertõl a másikhoz, megváltozik egyes sajátos gének expressziója, tilakoidális fehérjemolekulák foszforilálódnak, módosul számos polipeptid megújulási ciklusának rátája, az egyes fotoszintetikus pigmentek mennyisége közti arány megváltozik, különbözõ mértékben termelõdnek káros reaktív oxigénformák, átrendezõdik a kloroplasztiszok helyzete a sejtekben, vagy az egész levéllemez úgy mozdul el, hogy besugárzási fluxusa megfelelõbb legyen. A fény mennyiségi, minõségi és

idõtartambeli változásaira adott válaszoknak az egész asszimiláló sejt vagy a teljes levél, illetve a növényegyed szintjén észlelhetõ változataival a külsõ tényezõk hatásainak ismertetésekor foglalkozunk, most csak azt vizsgáljuk meg, hogy a tilakoidális fotokémiai rendszer szervezõdését és mûködését (a fényszakaszt) hogyan befolyásolja a felfogott fényenergia változása.

Heliofília és árnyékkedvelés

A fotokémiai készüléknek a fényviszonyok állandó változására adott gyors mûködési akkomodációs válaszai ráépülnek egy örökletesen rögzült adaptációs tulajdonságegyüttesre, aminek következtében az árnyékkedvelõ és az erõs fényt kedvelõ növényi struktúrák dinamikus szabályozási mechanizmusai bizonyos sajátosságokat mutatnak.

Általában a gyenge fényben kifejlõdõ, **árnyékkedvelõ** (szkiatofil)

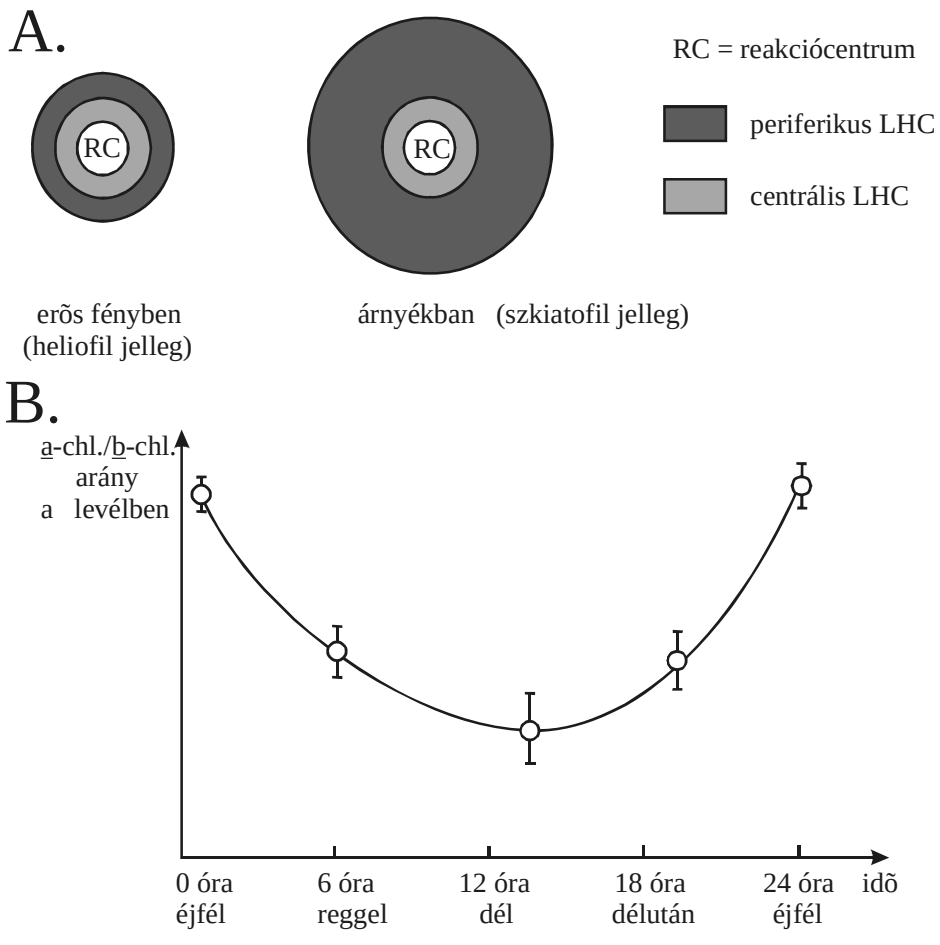


43. ábra. Egy fa lombkoronájának árnyékban és erõs fényben fejlõdõ levelei közti fõ strukturális különbségek

típusú levelek fotoszintetikus készülékének mûködési dinamikája jelentõsen megváltozik a számára kedvezõtlen erõs fényben, a nagy besugárzási energiához hozzászokott, heliofil típusú levelek pedig a gyenge fényre reagálnak akkomodatív mechanizmusokkal. Ezeket egészítik ki a beesõ fény spektrális változásaira adott válaszok.

A heliofíliának és szkiatofíliának sajátos jellegei vannak a kloroplasztisz tilakoidrendszerében. A gyenge fényben fejlõdõ levelek kloroplasztiszaiban a gránumok egymásra tevõdött tilakoidkorongjainak száma nagy, a gránumok szélesebbek, de számuk kisebb. Több klorofillmolekulájuk van egy reakciócentrumra vonatkoztatva, több bennük a *b*-klorofill és kevesebb a xantofill pigment. A PS I:PS II arány átlagosan 1:3, továbbá a sztrómafehérjék és a keményítõszemcsék mennyisége kisebb. Erõs fényben fejlõdött, **heliofil típusú** levelekben a felületegységre vonatkoztatott klorofilltartalom nagyobb, de az egységnyi szárazanyagra vonatkoztatott klorofilltartalom kisebb. A PS I:PS II arány 1:2 körüli, a fénybegyûjtõ pigmenteket kötõ fehérjék összmennyisége kisebb, ami összefügg a gránumkorongok kisebb számával és felületével, valamint a plasztiszonkénti tilakoidlemezek kisebb számával. Kloroplasztiszonként kevesebb klorofillmolekula van jelen, de a mezofillumsejtek plasztiszokban gazdagabbak. A sztrómában levõ keményítõ, oldódó cukrok és prenilkinonok mennyisége nagyobb. A nagyobb *a/b* klorofill arány és az ezzel társuló kisebb xantofill/ß-karotén arány azzal függ össze, hogy erõs fényben a PS I anternnarendszere erõsen csökkent méretû. A fotoszintetikusan aktív fotonfluxus sûrûségének különbsége magyarázza azt is, hogy a szivacsos asszimiláló szövet kloroplasztiszaiban (melyek kevesebb fényt kapnak) gránumonként több a tilakoidkorong és a bennük levõ klorofillmennyiség, mint az oszlopos (paliszád) parenchimában. Ez utóbbinak sejtjei 30-40 %-kal több kloroplasztiszt tartalmaznak, mint a szivacsos parenchimában levõk, de plasztiszaik klorofilltartalma kisebb (43. ábra).

Az *a*-klorofill/*b*-klorofill arány a heliofil típusú kloroplasztiszokban 3,4-4,5 között van, míg a szkiatofil típusúban 2,6-3,4 közötti értékeket mutat. A heliofil jellegek indukálhatók gyenge kék fény által vagy citokininek hatására, a szkiatofil jellegek pedig vörös fényben és egyes herbicidek (pl. DCMU, bentazon, metabenztiazuron) hatására is kifejlõdnek. Habár a heliofil levelek kloroplasztiszaikban nagyobb mennyiségben tartalmazzák az elektrontranszportlánc fehérje



44. ábra. A periférikus fénybegyûjtõ komplex (LHCp) hatás-keresztmetszete erõs fényben és árnyékban (A), valamint a levelek a-klorofill/b-klorofill arányának napszakok szerinti változása (B)

komponenseit és nagyobb a fotoszintetikus kapacitásuk, rövidebb ideig fotoszintetizálnak, mint az árnyékkedvelõ típusúak, mert gyorsabban fejlõdnek és hamarább öregednek, tehát rövidebb életûek.

Árnyékban a fénybegyûjtõ pigment-protein komplex periférikus része (LHCp), mely a legnagyobb mennyiségû *b*-klorofillt tartalmazza, sokkal nagyobb kiterjedésû, mint erõs napfényben. Ez érvényes egyazon levél felsõ és alsó fele, a paliszád és szivacsos klorenchima esetében,

egyazon növény árnyékban és közvetlen napfényben fejlõdõ leveleinél, egy fajon belül az árnyékban és az erõs fényben élõ növényeknél, valamint szkiatofil és heliofil növénytípusok esetében is.

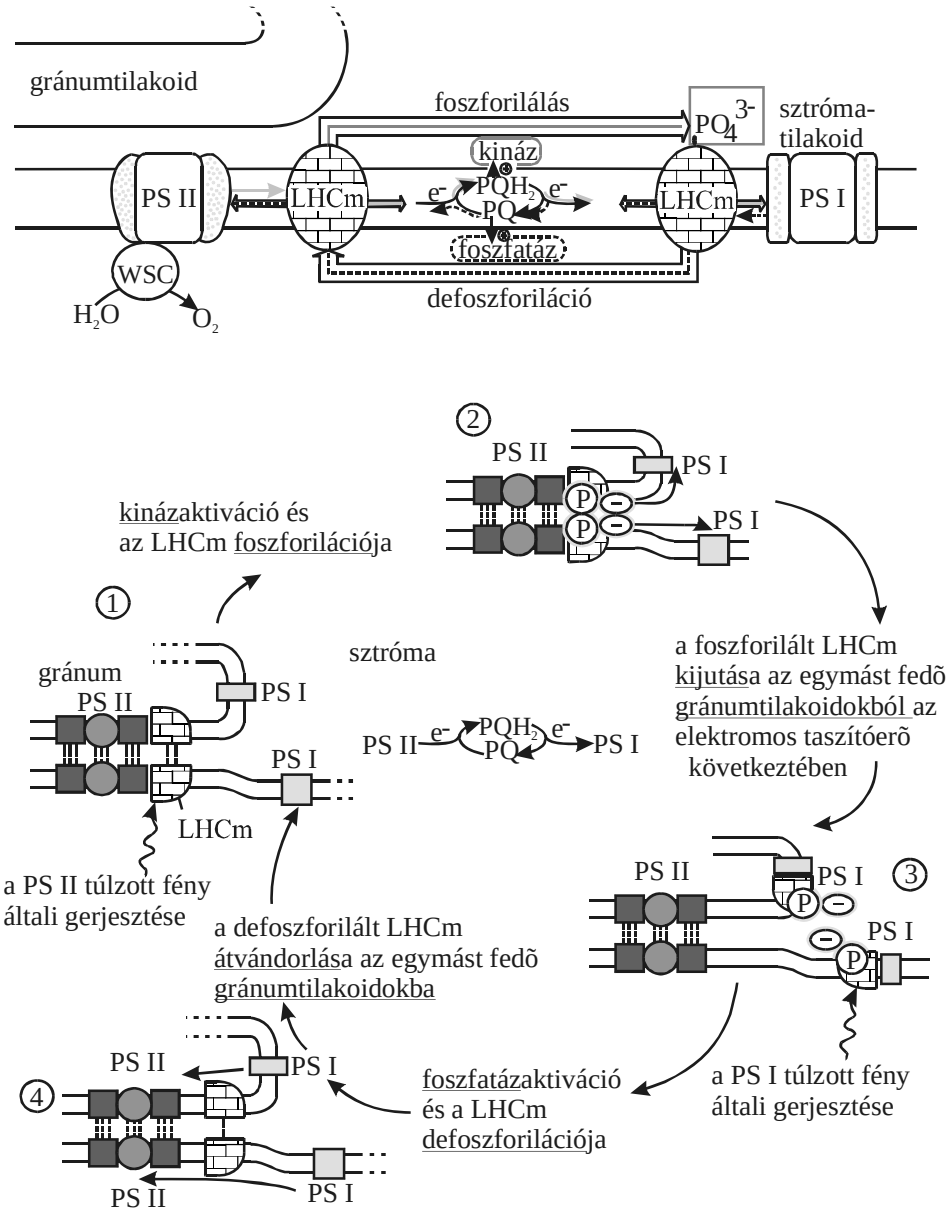
A fénybegyûjtõ komplex kiterjedését jól tükrözi az *a*-klorofill/*b*-klorofill arány. A *b*-klorofill szinte kizárólag a LHC II-ben van jelen, emiatt itt az *a*-chl./*b*-chl. arány átlagosan 1,2:1, szemben a plasztiszok teljes tilakoidrendszerére érvényes átlagos 3:1 aránnyal. Ez az arány jól meghatározott változásokat mutathat a levélrész ontogenetikai állapotától (pl. búzalevél fiatal alapi része és öregebb csúcsa között), a levél életkorától, a levelet érõ fény fotonfluxusától (pl. egyazon növény árnyékolt és napsütötte leveleiben), a fajtól és ökotípustól, valamint a napszaktól függõen.

Érdekes módon a nap folyamán az *a*-chl./*b*-chl. arány délidõben csökken, ami annak következménye, hogy a LHC (és ezzel a *b*-klorofill részaránya) nõ, habár azt várnánk, hogy nem az erõsebb fényû napszakban, hanem gyengébb fény jelenlétekor (hajnalban és alkonyatkor) növekedjen az LHC kiterjedése és a *b*-chl. mennyisége (illetve csökkenjen az *a*-chl./*b*-chl. arány). Ugyanilyen napi ritmust mutat a LHC egyes fehérjéinek szintézisében szerepet játszó mRNS molekulák mennyisége (minimum éjszaka, maximum délben). Megjegyzendõ, hogy elöregedett levelekben ez a napszakos ritmus már nem érvényesül. Éjszaka sohasem képzõdik új LHC rész, hiszen a felépüléséhez szükséges klorofill fény hiányában nem szintetizálódik (44. ábra).

Általában a kloroplasztiszokban a fényszakasz folyamataiban résztvevõ makromolekuláris komplexek közötti mennyiségi arány átlagosan PS II : PS I : cyt. b_6/f : CF1Fo = 1,5 : 1 : 1 : 1, de amint a késõbbiekben látni fogjuk, a fényviszonyok változásaival kapcsolatos szabályozási mechanizmusok során ez az arány meghatározott módon változhat.

A fotokémiai rendszerek és a fénybegyûjtõ antennakomplexek akkomodációja a változó fényviszonyokhoz

A kétféle fotokémiai rendszer fényhasznosításának állandó és gyors kiegyensúlyozásában, és a kiindulási donortól (H_2O) a fényszakasz végsõ akceptoráig ($NADP^+$) haladó lineáris elektron-szállításban való hatékony közremûködés biztosításában döntõ szerepe van a **fénybegyûjtõ pigment-protein antennakomplex mobilis része által végzett irányított vándorlás**nak a mûködõképes PS II-ket



45. ábra. A mobilis fénybegyûjtõ pigmentkomplex vándorlás a tilakoidban a kétféle fotokémiai rendszer fényáltali gerjesztési fokának függvényében

tartalmazó egymást fedõ gránumtilakoidok és a szabad (nem kapcsolt) sztrómatilakoidok között, ahol a PS I-ek foglalnak helyet.

A perifériкus antenna ezen elmozdulásait az váltja ki, hogy a fotokémiai rendszerek eltérõ mennyiségû hasznosítható fotonenergiát kaphatnak. A perifériкus LHC II oldalirányú vándorlását a PS II-tõl a PS I-hez egy tilakoidális **protein-kináz** irányítja, azáltal, hogy a pigment-protein komplex egyik fehérjekomponensének a külsõ felület felõli, N-terminális végéhez közeli néhány treonin egységet foszforilál. **Foszforiláció** által megnõ a felületi elektromos töltésmennyiség, és a z azonos töltésû, egymásra tevõdött gránumtilakoidok közti taszítóerõ fokozódik, aminek következtében a foszforilált perifériкus LHC II a gránumtilakoidok szélére, és innen a sztrómatilakoid membránzónába diffundál, tehát elválik a PS II-tõl és a PS I-hez jut, megnövelve ez utóbbinak a fényfelfogó felületét és fotokémiai hatékonyságát.

Így pigmentmolekulái már nem a P680-nak, hanem a P700-nak továbbítják az általuk felfogott fényenergiát. Ez akkor következik be, ha a PS II túl sok fényt fogott fel a PS I-hez viszonyítva, és ez utóbbi már nem gyõzte fogadni a PS II felõl érkezõ túl sok elektront. A perifériкus LHC II átvándorlásának eredményeként az eredetileg a PS II által felvett, túlsúlyban levõ fényenergia egy része átadódik a PS I-nek, így nõ a fotoszintézis kvantumhatékonysága, csökken az Emerson hatás. A jelenség egymás után többször ismétlõdhet, hiszen természetes környezetben a Napnak az égbolton való mozgása és a felhõtakaró változása során a leveleket állandóan változó megvilágítás éri. A folyamatot irányító kinázt a plasztokinon állomány és a citokróm b_6/f komplex redoxállapota szabályozza. A kináz akkor aktiválódik, amikor a PS II-nek PS I-hez viszonyított mûködésének fokozódása miatt felgyûl a redukált plasztokinon, illetve a citokróm b_6/f komplex több elektront kap a PS II felõl, mint amennyit át tud adni a PS I-nek. (45. ábra).

Ellenkezõ esetben, amikor a fényviszonyok úgy módosulnak, hogy a megnövekedett antennájú PS I-hez több gerjesztési energia jut, mint a PS II-höz, a plasztokinonok nagy része oxidált állapotba kerül, akkor a kináz gátlódik, és aktiválódik egy tilakoidhoz kötött **foszfatáz**, mely **defoszforilálja** a perifériкus LHC I-et, így ez visszakerül a PS II mellé a gránumtilakoidokba. Ezáltal a mobilis antennarendszer reverzibilis oldalirányú elmozdulása gyors akkomodációs választ jelent a változó megvilágítási viszonyokra, ugyanis gyenge (nem telítõ) fény által korlátozott körülmények között a nem-ciklikus elektronáramlás maximális hatékonyságához az szükséges, hogy mindkét fotokémiai rendszer

egyformán gerjesztõdjék annak ellenére, hogy a PS I és a PS II fényelnyelõ tulajdonságai nem azonosak.

Ebben a szabályozási mechanizmusban a fotikus jelzés felfogása közvetlenül a fotoszintetikus pigmentek szintjén történik, fitokróm típusú specifikus fotoreceptor közremûködése nélkül. A jel azonosításának elsõ lépése a PS II és PS I közötti elektronszállítás egyensúlyának a felbomlása, aminek következményeként módosul a plasztokinon állomány és a citokróm b_6/f komplex redoxállapota, valamint az ATP/NADPH arány. Az antennarendszer és egyéb fehérjék foszforilációs állapotának változása mellett a fényviszonyok módosulására adott válaszként átállítódik a **PS II, citokróm b_6/f és PS I sztöchiometriája** is. Ez valamivel hosszabb idõt igényel, mint a mobilis pigmentantenna vándorlása, mert genetikailag szabályozott lebomlási és bioszintetikus folyamatokat foglal magába. Ehhez a szabályozáshoz a fény spektrális minõsége is hozzájárul, hiszen a PS II, melynek fénybegyûjtõ antennája *b*-klorofillban gazdagabb, más hullámhosszú fotonok energiáját hasznosítja nagyobb mértékben, mint a PS I, ahol a fényelnyelést a legnagyobb mértékben az *a*-klorofill valósítja meg, ugyanakkor a 680 és 700 nm közti fényt csak a PS I tudja felhasználni. Ennek következtében azok a növények vagy növényi testrészek, amelyeket fõleg a PS I által hasznosítható fénytartomány éri, terjedelmes gránumokkal és rövid sztrómatilakoidokkal rendelkeznek, vagyis a PS II csökkent hatékonyságát a PS II egységek nagyobb száma ellensúlyozza. Vörösalgákban olyan körülmények között, amikor a fény elsõsorban a PS I-et gerjeszti, nõ a fikobiliszómák száma (melyek csak a PS II-höz kötõdnek), és ezáltal a fikobilin/klorofill arány. Fordított hatása van annak a fénynek, amelyet elsõsorban a PS II hasznosít: ekkor nõ a PS I:PS II arány, kiterjednek a sztrómatilakoid övezetek. A fotokémiai rendszerek mennyiségének és arányának módosulása fontos akkomodációs válasz a különbözõ élõhelyek sajátos fényviszonyaira. Például az árnyékos élõhelyek fénye gyenge, és távoli vörös fényben (680-710 nm) gazdagabb, ilyen körülmények között a kloroplasztiszokban az elektronszállítás rátája alacsonyabb, a *b*-klorofill és a PS II mennyisége, valamint a PQ/P700 arány értéke magasabb, a sztrómatérfogat pedig kisebb a tilakoidrendszer nagyobb kiterjedése miatt.

Amikor átmenet történik a PS I által jobban hasznosított megvilágításáról olyan fényre, amelyet hatékonyabban nyel el a PS II, az figyelhetõ meg, hogy kb. egy nap alatt a PS II:PS I arány 2,5-rõl 1,25-re csökken, 50-80 %-kal nõ a PS I-ben levõ psaA és psaB polipeptidek

mennyisége, majd a P700 reakciócentrumok plasztiszonkénti száma is nõ. Ugyanezen idõ alatt a PS II-ben levõ D1 és D2 polipeptidek mennyisége is módosul, kétszakaszos kinetikával: a D1 mennyisége az elsõ két órában gyorsan csökken 30 %-kal, majd ezt egy lassúbb csökkenés kíséri a következõ 20 órában újabb 35 %-kal, a D2 esetében pedig 24 óra alatt összesen csak 15 %-os csökkenés észlelhetõ. Ezzel párhuzamosan mérséklõdik a Q_A mennyisége és felére csökken a citokróm b559 apoproteinek koncentrációja.

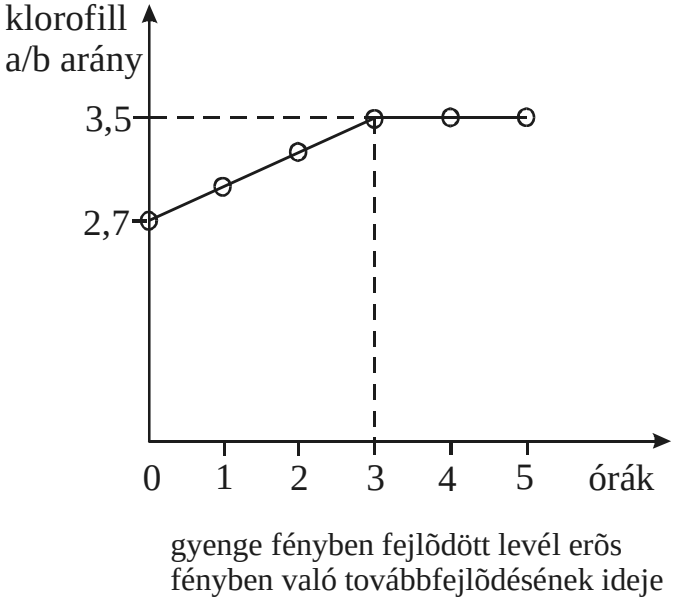
A megvilágítási körülmények módosulásai akkomodációs változásokat eredményeznek a PS II és PS I közötti köztes elektronszállító és tilakoidmembrán két oldala közti protongradiens kialakulásáért is felelõs citokróm b_6/f komplex szintjén is. Gyenge fényben a klorofilltartalomhoz viszonyított mennyisége csökken, árnyékban a tipikus citokróm b_6/f:P700 arány 0,33-0,50, míg erõs fényben értéke 1,00 körüli. Az *a*-chl./*b*-chl. arány és a fényerõsség közti összefüggés nem lineáris, azonban tökéletes lineáris viszony van a klorofilltartalom és a citokróm-f tartalom között a legkülönbözõbb fotikus körülmények között. Gyenge fényben az *a*-chl./*b*-chl. arány és a chl./citokróm-f arány értéke egyaránt alacsony, tükrözve a fényfelfogó képesség és a tilakoidális elektrontranszport intenzitása közti szoros összefüggést. Ugyanilyen lineáris korreláció van a kloroplasztiszban levõ ATP-szintetáz aktivitása és az *a*-chl./*b*-chl. mólarány között is. A PS I és a PS II egységek számához viszonyítva kevesebb citokróm b_6/f komplex van jelen gyenge fényben, mint erõs megvilágításkor. A citokróm b_6/f-tartalom és a tilakoidális ATP-szintetáz aktivitása közti arány értéke állandó, mert mindkettõ egyforma mértékben és irányban változik egyidõben a különbözõ fényviszonyok függvényében, arra utalva, hogy az elektrontranszport és a fotofoszforiláció összehangolt szabályozás alatt áll. Mindezekkel ellentétben a P700 abszolút összmennyisége állandó szinten marad, függetlenül a megvilágítási körülményektõl.

Általában egy növénynek **gyenge fényrõl erõs fényre** való áthelyezését néhány napon belül követi a levél citokróm b_6/f tartalmának megduplázódása, a PS I mennyiségének 35-40 %-os növekedése, az ATP-szintetáz tartalom 90-95 %-os emelkedése és a levél globális fotoszintetikus teljesítményének a megkétszerezõdése, miközben a felületegységre vonatkoztatott összklorofill tartalom és P700 mennyiség nem változik (habár nõ az *a*-chl./*b*-chl. arány). Az erõs fényhez való akkomodáció a fotoinhibíció elleni védelmet is szolgálja, mert a PS II,

citokróm b_6/f és CF1Fo mennyiségének növekedése a fényenergia nagyobb mértékû fotokémiai felhasználásához vezet.

Mivel mérsékelt és erõs fényben a fényenergia elnyelésének és hasznosításának rátája a PS II és PS I szintjén nem korlátozza az elektrontranszport sebességét, a több citokróm b_6/f és CF1Fo jelenléte a PS II és a PS I mennyiségéhez viszonyítva az elektronszállítás és a fotofoszforiláció optimizálásának tendenciáját tükrözi megfelelõen erõs fényben. Ezzel szemben, gyenge megvilágításkor, amikor a fény korlátozó tényezõvé válik, a citokróm b_6/f és CF1Fo-tartalom csökkenése az antennapigmentek mennyiségéhez viszonyítva nagyobb fényfelfogó képesség szükségességét és a túlméretezett fotoszintetikus készülék fenntartásához szükséges energiaköltségek csökkentését mutatja.

Nemrég derült ki, hogy a megvilágítás erõssége a tilakoidvezikulumok plasztocianintartalmát is befolyásolja: erõs fényben 2–4-szer több a plasztocianin, mint gyenge fényben, tehát mennyiségi változásainak mértéke még nagyobb, mint a citokróm b_6/f és a PS II esetében. Például a PC/P700 mólarány 2 és 3 között van 600 µmol foton $m^{-2}s^{-1}$-os erõs fényben és 0,1-1,5 közötti értékeket mutat 60 µmol foton



46. ábra. A klorofill a / b arány módosulása árnyékkedvelõ levélnek erõs fényhez való akkomodációja során

továbbá az aktivált szulfát redukciója –SH csoporttá (szintén a ferredoxin segítségével), valamint **egyes zöldalgákban** (pl. *Chlamydomonas*, *Scenedesmus* fajok) a **fotoszintetikus H_2-termelés**. Mivel a hidrogén gázt termelõ algák szénasszimilációja C3 típusú, ezt a folyamatot is itt említjük meg.

Ezek a zöldalgák rendelkeznek a **hidrogenáz** nevû enzimmel, amely molekuláris hidrogént termel:

A hidrogenázt az O_2 gátolja, mûködése pedig a ferredoxinhoz kapcsolódik. Két sajátos metabolikus útnak ad lehetõséget. 1. Anaerob körülmények között a fotoszintetikus elektrontranszport a H_2 termelõdésére használódik, és ezáltal O_2-hiányos közegben levezeti a redukáló erõ túlzott felhalmozódását. A folyamat mesterséges körülmények között bármely más növény kloroplasztiszaiban is megtörténik bakteriális hidrogenáz adagolásával, és azt eredményezi, hogy a napfényenergia biológiailag katalizált reakciókban átalakul nagy „tisztaságú” (nem környezetszennyezõ) és hatékony üzemanyaggá (H_2O -> H_2 + 1/2 O_2). Ezzel magyarázható, hogy a fotoszintetikus hidrogéntermelést intenzíven tanulmányozzák az energetikai iparban való hasznosítás céljából. 2. A másik metabolikus út az, amelyben a ferredoxin segítségével a H_2 felhasználódik a $NADPH^+$ redukciójára, így lehetõvé válik a cukrok bioszintézise H_2-tartalmú légkörben, O_2-képzõdés nélkül. Ez a folyamat az ún. „fotoredukció” és a PS-I mûködése szükséges hozzá. Fénytõl való függõsége a ciklikus fotofoszforiláció által termelt ATP biztosítására korlátozódik. A hidrogenáz általi fotoredukciónak fontos szerepe lehetett akkor, amikor a földi õsatmoszféra H_2-ben gazdag volt és nem tartalmazott szabad O_2-t, vagyis az oxigéntermelõ (vízbontó) fotoszintetikus készülék megjelenése elõtt, utólag viszont jelentõségét vesztette és eltûnt a mai növények többségébõl. A fentiekbõl az is kitûnik, hogy a hidrogenázt tartalmazó algákban megtörténhet mind a H_2 termelése a fotoszintetikus eredetû protonokból és elektronokból (a vízbõl), mind pedig a közegben megjelenõ H_2 lebontása.

A fénylégzés és jelentõsége a növények életében

A fényenergiát megkötni és általunk is felhasználhatóvá alakítani képes zöld növények a fotoszintézisük során termelt szerves

[1]Nem tekintjük növényi sejteknek a fotoautotróf prokariótákat, tehát a fotoszintetizáló baktériumokat (a cianobaktériumokat sem).

anyagaikban megkötött vegyi energiának átlagosan 25 %-át, de olykor több, mint felét is, ugyancsak fény jelenlétében „elpazarolják”, mert oly módon bontják le egyik frissen elõállított vegyületüket, hogy a benne raktározott energia nem hasznosítható, hanem hõ formájában egyszerûen elvész. Nagyon leegyszerûsítve és emberközpontúan fogalmazva, annak a kozmikus energiának, mely a földi élet legnagyobb részét, tehát az emberiséget is táplálja és fenntartja, jelentõs hányadát a növény elveszíti, még mielõtt saját szervezete és továbbá fogyasztója felhasználhatná.

Ez az életfolyamat, melynek szerepérõl egyelõre csak feltételezések vannak, és amely a fotoszintézistõl szétválaszthatatlanul folyik, egyúttal szép példát nyújtva a növényi sejt három sejtszervecskéje közti szoros együttmûködésrõl, a **fotorespiráció** vagy fénylégzés.

A folyamat annyiban légzés, amennyiben szerves anyagoknak élõ sejtben lezajló enzimatikus lebontását (biológiai oxidációját) képviseli, melyhez, akár az aerob légzéshez, molekuláris oxigén szükséges, és szén-dioxid felszabadulása kíséri. Csakhogy elmarad a közönséges légzés lényegi mozzanata: a lebontás összekapcsolódása a felszabaduló energia hasznosítható formában való megkötésével az ATP-ben.

A fotorespiráció, mely a fény jelenlétében történõ sajátos oxidációs út, a kloroplasztisz, a peroxiszóma és a mitokondrium közremûködésével a zöld növények egyik közönséges életfolyamata, mely a fotoszintézissel együtt zajlik le, de teljesen ellentétes eredménnyel. Ezt az életmûködést azonban, mely jellemzõ a fotoautróf növényi sejtekre[1], nehéz volt felismerni. Annak ellenére, hogy Warburg már 1920-ban megfigyelte a fotoszintézisnek O_2 általi gátlását, a folyamat észlelését akadályozta az a tény, hogy a fotorespiráció során felhasznált és termelt fõ gáznemû anyagok (az O_2 és a CO_2) ugyanazok, mint amelyek a fotoszintézis és a légzés folyamataiban szerepelnek, így a növény és a környezet közötti gázcsere nem jelzi külön a fénylégzés lefolyását. Míg a fotoszintetikus és a légzési gázcsere könnyen elkülöníthetõ, ugyanis sötétben csak a légzés megy végbe, addig a fotorespiráció csakis a fotoszintézissel egyidõben játszódik le. Igaz azonban, hogy közvetlenül a megvilágítás után az asszimiláló sejtek szén-dioxid leadása jelentõs emelkedést mutat (PIB - ang. “post-illumination burst”), mert ekkor még folytatódik a fénylégzés anyagcseréje (a foszfoglikoláttól a glicinig) és már beindul a

mitokondriális légzés is.

A fénylégzés a mitokondriális légzéstõl elsõsorban abban különbözik, hogy nem termel ATP-t, csak fényben történik és a kloroplasztiszban kezdõdik, a fotoszintézis szénasszimilációjával (a Calvin-ciklussal) azonos kiindulópontban.

A fénylégzés létezéséért az elsõrendû felelõs épp az a kulcsfontosságú enzim, mely révén a növény beépíti a felvett szén-dioxidot szerves anyagaiba, ezáltal gyarapítva saját élõ anyagát (természetesen a megkötött fényenergia segítségével). A Rubisco, mely egyrészt megvalósítja a CO_2-nak szerves anyagot felépítõ folyamatokba való belépését, másrészt a szerves szubsztrátumnak O_2-nel való kettébomlási reakcióját katalizálva beindít egy reakciósort, mely által CO_2 válik ki a szerves vegyületek egyikébõl. A fotorespirációs reakciósor révén azonban a CO_2 a Rubisco elõfordulási helyétõl (a kloroplasztisz sztrómájától) távol, egy másik sejtorganellumban (a mitokondriumban) szabadul fel, így tehát ezt a CO_2-ot a fenti enzim nem kötheti meg, és sorsa azonos a mitokondriális légzéskor keletkezõ CO_2 sorsával.

Mivel a lebontás során nem termelõdik ATP, a felszabaduló energia hõ formájában kisugárzódik, elvész. A fotorespiráció intenzitása átlagosan 3-4-szerese a sötétben folyó mitokondriális légzésnek és fotoszintézis során keletkezõ szerves anyagnak akár a fele is elvész általa. A folyamat minden felszabadított CO_2 molekulára 3 ATP-nek és 2 NADPH-nak a felesleges elhasználását is jelenti (melyek szintén a fotoszintézis során képzõdtek), ugyanis ennyi energia kellett az illetõ egy molekula CO_2 elõzetes beépüléséhez a szerves anyagba. Így kárba veszet az az energia, melyet a növény ezen CO_2 megkötésére fordított. Emellett a melléktermékként keletkezõ H_2O_2 peroxiszómában történõ lebontása is energiaigényes folyamat, akárcsak a szerin nevû aminosav képzõdése a mitokondriumban.

Intenzitásának megítélésekor azt is figyelembe kell venni, hogy a fénylégzésnek kedvez a nagy O_2-koncentráció, az alacsony CO_2-koncentráció, valamint a fényerõsség és a hõmérséklet emelkedése. Magasabb hõmérsékleten a kloroplasztisz sztrómájában oldott O_2 mennyisége kevésbé csökken, mint a CO_2-é, tehát a Rubisco oxigenáz aktivitása elõtérbe kerülhet. Ugyanakkor a hõmérséklet emelkedésével a fénylégzés egyik kulcsenzimének: a glikolát-oxidáznak a mûködése is

jelentõsen fokozódik (jobban, például, mint a katalázé).

Ha arra gondolunk, hogy sok termesztett növénynek jelentõsen emelkedne a terméshozama a fotorespiráció korlátozásával, talán megoldottnak tekinthetnénk az élelmezési alappal való ellátás gondját. Tény az, hogy sok növényfaj fotoszintetikus hozamát és ezáltal biomassza-termelését a fénylégzés jelentõsen lecsökkenti. Ezért a folyamat szabályozásának közvetlen gyakorlati jelentõsége van. Annak ellenére, hogy kezdjük egyre jobban megismerni a fénylégzés biokémiáját, még a növény életében betöltött szerepe sem tisztázott.

A folyamat egyik szerepe az lehet, hogy erõs fényben megszûntesse a fölösleges redukálóerõt a fotoszintézis fény-szakaszában képzõdõ NADPH oxidálása révén, így újraképezve azt a $NADP^+$-t, amelyet a fotoszintézis redukálhat a vízbontásból származó hidrogének (elektronok és protonok) által, ezúton biztosítva a nem ciklikus fotofoszforiláció folyamatosságát. Ugyanakkor a fénylégzés közremûködhet az ATP/NADPH arány szabályozásában, valamint az anyagcsere-reakciókból származó káros szabad gyökök hatás-talanításában. Valószínû tehát, hogy a fénylégzésnek a fotoinhibíció káros hatásai elleni védõ szerepe van a túl erõs fénynek kitett árnyékkedvelõ növényeknél, mivel elvezeti a fölösleges fotokémiai energiát. Tehát a fotorespirációnak túlzott megvilágításkor védõ szerepe van: amikor csökkent vízellátás esetén a sztómák becsukódnak, és így csökken a levelekben a CO_2 koncentrációja, a fénylégzéskor termelõdõ CO_2 ezt a szénforráshiányt képes pillanatnyilag pótolni (újra-hasznosítani), így fenntartja az ATP-t és NADPH-t termelõ fotokémiai reakciókat, csökkentve az elnyel fényenergia azon hányadát, amely fölöslegként aktív oxigénformák képzõdésére használódhatna fel. A mitokondriumban felszabaduló CO_2 azon része, ami visszajut a kloroplasztiszba, külsõ CO_2 felvétele hiányában fenntarthatja a NADPH újraoxidálását a Calvin-ciklus során, ami újratermeli a fényszakasz végsõ elektronakceptorát (a NADP-t). (Lásd a fotoinhibíció okát a heliofil növényeknél alacsony CO_2-szint mellett.) Emellett szerepe van a fehérjeszintézishez szükséges két aminosav: a glicin és a szerin képzõdésében is, bár ezek elégséges mennyiségben termelõdnek más anyagcsereutakon is. A fénylégzésnek bizonyos mértékû energiaképzõ funkciója is lehet, mert a mitokondriumban keletkezõ NADH oxidációja során oxidatív foszforilációval ATP termelõdik, ami a fotoszintézisbõl elveszített energia egy részét pótolja, tekintve, hogy nappal a

mezofillumsejtek sötétlégzése (kizárólag mitokondriális légzése) a Kok-effektus miatt gátolt, azonban a mitokondriumokban zajló bioszintetikus folyamatok fény jelenlétében is zajlanak és ATP-t igényelnek.

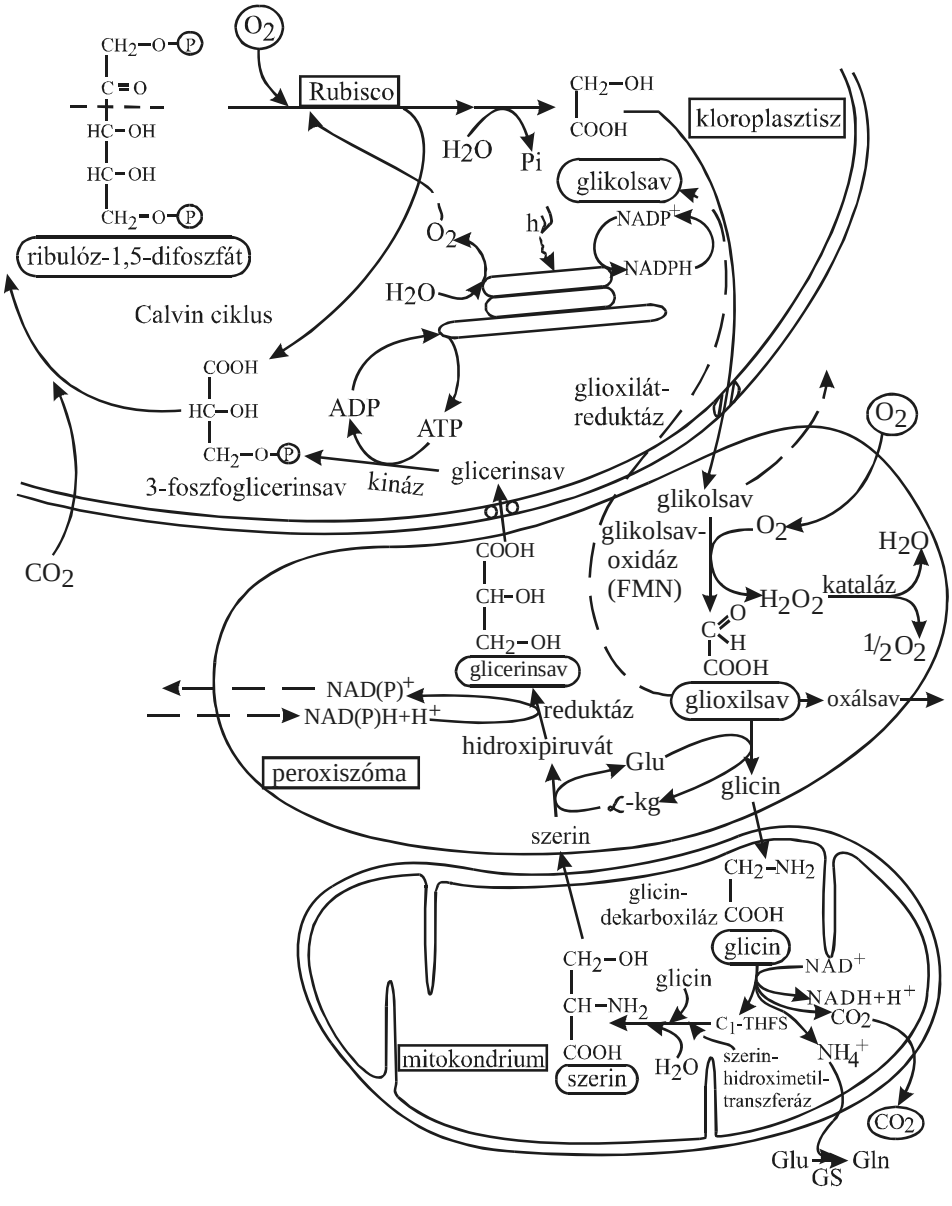
Néhány szakember úgy véli, hogy a fotorespiráció csak egy hasztalan folyamat és a Rubisco sajátos mûködésének tulajdonítható evolúciós maradvány, ugyanis az enzim O_2-kötését a növényvilág kialakulásakor az õslégkörben levõ alacsony O_2-koncentráció kevésbé befolyásolta. Annyi bizonyos, hogy intenzitásának csökkentésével jelentõs mértékben növelni lehet, legalábbis egy bizonyos idõre, a növények fotoszintetikus hatásfokát. Ugyanakkor azt is kimutatták, hogy az olyan mutáns növények, melyeknél hiányzik a fénylégzés egyik vagy másik enzimfehérjéje, egyszerûen életképtelenek, ha nem nevelik õket CO_2-dús légkörben. Ez arra utal, hogy a fénylégzés teljes kiiktatása károsan hat a növény életére, elsõsorban azért, mert elégtelenné válik a fénylégzéshez kapcsolódó nitrogénanyagcsere (ammóniumtranszfer).

A ribulóz-1,5-difoszfát karboxiláz/oxigenáz vagyis a Rubisco egy lassú enzim. Átlagosan csupán 3 molekula szubsztrátumot alakít át másodpercenként, de e lassú mûködését azzal ellensúlyozza, hogy nagyon nagy példányszámban van jelen: a kloroplasztiszok fehérjemennyiségének kb. 50 %-át teszi ki, és alighanem a Földön jelenleg létezõ legnagyobb mennyiségû fehérje.

A fotoszintézistõl elválaszthatatlan fénylégzés annak tulajdonítható, hogy a Rubisco funkcionálisan **duális jellegû**, ugyanis a ribulóz-1,5-difoszfátnak két egymással versengõ gáznemû anyaggal – a CO_2-dal és az O_2-nel – való, teljesen különbözõ kimenetelû reakcióját katalizálja, ugyanazon aktív centruma szintjén. CO_2 jelenlétében ezt beépíti a keletkezõ két molekula 3-foszfoglicerinsav egyikébe, és így kezdetét veszi a szervesanyag-alap gyarapításának reakciósorozata a fotoszintetikus Calvin-ciklus útján. O_2 jelenlétében a ribulóz-1,5-difoszfát kettéhasad, és két szénatomos oxidált terméke – a glikolsav – beindítja a fénylégzést, így a szerves anyagba már elõbb beépült szén egy része elvész CO_2 formájában, másik része pedig egy energiaigényes reakciósoron át hasznosul újra.

Normális körülmények között, a kloroplasztisz sztrómájába diffundáló oldott CO_2 mennyiségét és a tilakoidok vízbontó komplexébõl felszabaduló O_2 koncentrációját is figyelembe véve, a Rubisco mûködése 60-70 % karboxiláció (CO_2 megkötés) és 30-40 % oxidáció

(oxigenáz aktivitás) között oszlik meg az élõ növényben. Ezt az arányt befolyásolni lehet a leveleket körülvevõ légtér CO_2- és O_2 koncentrációjának megváltoztatásával. Ugyanakkor ismert, hogy a



65. ábra. A fénylégzés anyagcsereútja (C2 glikolát-glioxilát ciklus)

kloroplasztisz sztrómájában levõ Mn^{2+}, Cu^{2+} és Co^{2+} mennyiségének növekedése (mikor ezek a fémionok helyettesítik a Mg^{2+} katalízisben betöltött szerepét) jobban kedvez az enzim oxigenáz mûködésének, ezáltal fokozva a fénylégzést a fotoszintézis rovására (a hõmérséklet emelkedésének hatásához hasonlóan).

Különbözõ növényekben az enzim CO_2 iránti fajlagossága is különbözõ lehet, és az a Rubisco, amely nagyobb specificitással köti a CO_2-ot, lassabban mûködik, mint a kevésbé fajlagos változat. Olyan Rubisco nincs, mely ne kötné az O_2-t, és a karboxiláz és oxigenáz aktivitások elválasztása sem sikerült ezidáig. A légköri CO_2, 0,035 tf. %-os koncentrációjánál és ennek megfelelõen a növényi sejtekben levõ kb. 8 mikromólos szén-dioxid koncentrációnál az enzim karboxiláló képessége nincs teljesen kihasználva, ezért is mûködik sokkal jobb eredménnyel azon növényeknél, melyek kifejlesztettek egy sajátos stratégiát a felvett CO_2-nak a Rubisco körüli koncentrálására és ugyanakkor az O_2 mennyiségének csökkentésére.

Mint láttuk, a Rubisco duális mûködése által a fotoszintetikus redukciós ciklussal egyidõben beindul egy fotorespirációs oxidatív körfolyamat is, mely a **kloroplasztiszban** kezdõdik és ugyanitt végzõdik, de lefolyáshoz szükséges másik két, tipikusan katabolikus (lebontó) reakciókat lebonyolító sejtszervecske: a **peroxiszóma** és a **mitokondrium** közremûködése. Elektronmikroszkópos felvételeken a levél asszimiláló sejtjeiben gyakran megfigyelhetõ e háromféle organellum szoros egymás melletti elhelyezkedése, oly módon, hogy a peroxiszóma a kloroplasztisz és a mitokondrium közé ékelõdik. A fotorespiráció során a kloroplasztisz, a peroxiszóma és a mitokondrium között kétirányú anyagforgalom történik, és mindkét irányban a kloroplasztisz és a mitokondrium közti út a peroxiszómán halad keresztül (65. ábra).

A Rubisco oxigenáz mûködése révén a ribulóz-1,5-difoszfátból egy foszfoglicerinsav mellett keletkezõ foszfo-**glikolsav**, miután elveszíti foszfátgyökét, átjut a kloroplasztiszból a peroxiszómába. Itt a glikolsav oxidáz nevû (koenzimként flavin-mononukleotidot, FMN-t tartalmazó) enzim hatására, molekuláris oxigén segítségével hidrogén-peroxid (H_2O_2) képzõdése közben **glioxilsavvá** oxidálódik, a keletkezett hidrogén-peroxidot pedig a kataláz nevû enzim lebontja. Mind a glikolsav oxidáz, mind a kataláz által irányított reakció során felszabaduló energia

hõként elvész. A glikolsav oxidáz ugyanakkor az az enzim, mely termelõdésének és/vagy aktiválódásának serkentése révén a kék fény, a peroxiszóma szintjén hatva, növeli a fénylégzés erõsségét. A glikolsav oxidálásának gyenge mûködése miatt sok zöldalga a glikolsav nagy részét nem alakítja át, hanem kiválasztja környezetébe, így ebbõl semmi sem kerül vissza a kloroplasztiszba. Mikroszkopikus algákban a glikolsav oxidázt egy glikolsav dehidrogenáz helyettesíti, melyet a cianid gátol, és a glikolsav mellett a D-tejsavat is oxidálhatja. Számos zöldalgában ez az enzim nem a peroxiszómában, hanem a mitokondriumban található.

A keletkezett glioxilsav a peroxiszómában, a glutamát:glioxilát aminotranszferáz vagy a szerin: glioxilát aminotranszferáz segítségével a legegyszerûbb aminosavvá: **glicinné** alakul. Ez, kijutva a citoplazmába, részt vehet a riboszómák szinjén zajló fehérje-szintézisben. Ha nem áll rendelkezésre elegendõ nitrogén, akkor nem glicin keletkezik, hanem a glioxilsav O_2 segítségével, H_2O_2 képzõdés kíséretében, a peroxiszómában tovább oxidálódik oxálsavvá, mely kijut a citoplazmába és átmehet a vakuólum sejtnedvébe. (Az oxálsav gyakran anyagcsere-végtermékként kikristályosodik kálcium-oxalát formájában).

A fénylégzés e mellékútján kívül egy másik is lehetséges, amikor a glioxilsav visszajut a kloroplasztiszba, ahol a fotoszintézis fényszakasza során keletkezett NADPH-t reoxidálva úraképezi a glikolsavat. Ez esetben a folyamat redukálóerõt fogyaszt, és újraképezi a $NADP^+$-t, mely ismét felhasználódhat a fényszakaszban. Ezzel szabályozható a $NADP^+$/NADPH arány, például erõs fényben, amikor sok NADPH termelõdik, de a fotorespiráció is erõs, megfékezve a redukáló erõ túlzott hirtelen felhalmozódását.

A normális fénylégzési utat követve, a glioxilsavból keletkezõ glicin átjut a mitokondriumba, ahol CO_2 és NH_3 felszabadulása, valamint NAD^+ redukálása közben egy szénatomos metilcsoportként tetrahidrofólsav-származékká (C1-THFS) alakul. A folyamat lépéseit a glicin dekarboxiláz katalizálja, melynek négy enzimkomponense van (a P-, H-, T- és L-proteinek). A glicinbõl maradó C1 rész a következõ lépésben, a szerin:hidroximetil transzferáz segítségével, egy másik glicinmolekulával a **szerin** nevû aminosavvá egyesül. A felszabadult NH_3 egy aminosavba (általában glutaminsavba) gyorsan beépül, tehát újrahasznosul, a CO_2 viszont, távol az ezt megkötni képes Rubiscotól, a mitokondriumból elvész, és kicsi a valószínûsége annak, hogy ne hagyja

el a sejtet, hanem épp a kloroplasztiszba kerüljön vissza, ahol újra felhasználódhatna a fotoszintézis folyamán.

A fénylégzés mitokondriális szakaszának fontos szerepe van a levél nitrogén-anyagcseréjében, és ez az egyik oka annak, hogy a fotorespiráció teljes kiiktatása káros a növény számára. Az erõs fotorespirációjú (C3 típusú) növények fénylégzéshez kötött N-fluxusa nagyobb, mint a nitrogén-anyagcsere összes többi reakcióié, két kulcsenzime pedig a glutamin szintetáz és a glutamát szintáz.

A szerin részt vehet akár a mitokondriumban, akár kijutva a citoplazma riboszómáihoz, a fehérjeszintézisben, de ugyanakkor visszakerülhet a peroxiszómába, ahol glicerinsavvá redukálódik. A reakciót katalizáló hidroxipiruvát reduktáz enzim lehet mind peroxiszómális, mind pedig citoplazmatikus eredetû, és redukálóerõ felhasználását igényli, akár NADH, akár NADPH formájában. Érdemes megemlíteni, hogy a peroxiszómában a glikolsav oxidáz, a kataláz, a kétféle aminotranszferáz és a hidroxipiruvát reduktáz egy multienzim komplexet (egy metabolont) alkot, ami megkönnyíti a metabolitok rendezett eloszlását.

A glicerinsav a peroxiszómából visszajut a kloroplasztiszba, ahol a fotoszintézis fényszakaszában keletkezett ATP felhasználásával foszforilálódik, és a fénylégzés reakciósorozata ezáltal a kloroplasztiszban zárul, ugyanis a keletkezõ 3-foszfoglicerinsav belép a fotoszintetikus Calvin-ciklusba, akárcsak az, amely a Rubisco karboxiláz aktivitása során keletkezett és az, mely az enzim oxigenáz mûködése révén a glikolsav mellett létrejött a fotorespiráció elsõ lépésében.

Egységében tekintve, a fénylégzés a fotoszintetikus építõ folyamatokból származó minden négy szénatomból „elpazarol” egyet, ugyanis két glikolsavból (4C) végül is visszakerült a kloroplasztiszba egy glicerinsav (3C), egy CO_2 pedig a mitokondriumban elveszett. Ugyanakkor a folyamat O_2-t használ fel a kloroplasztiszban (mint a fotoszintézis fényszakaszának melléktermékе) és a peroxiszómában (egy fénylégzési ciklusban 1 szén-dioxid keletkezik és 2 oxigénmolekula használódik fel), továbbá ATP-t és redukáló erõt igényel. A ribulóz-1,5-difoszfát karboxilációja és a Calvin-ciklus további lépései 3 ATP és 2 NADPH felhasználását (521 kJ) igénylik minden megkötött CO_2 molekulára. Ugyanazon szubsztrátumnak a fénylégzés reakciói során való átalakulásakor 2 ATP és 2,5 NAD(P) használódik el (600 kJ) minden egyes ribulóz-difoszfát molekula oxidálásakor. Mivel normális

körülmények között a karboxiláz és oxigenáz mûködések aránya 3:1, három molekula ribulóz-difoszfát karboxilálása és egy molekula oxidációja 3 x 521 + 600 = 2163 kJ energiabefektetést igényel 2,5 molekula CO_2 tényleges megkötéséhez. Így a fotorespiráció az egy mól CO_2 beépítéséhez szükséges energiamennyiséget 521 kJ-ról 867 kJ-ra növeli, tehát a fotoszintetikus CO_2-fixáció termodinamikai hatásfokát 90 %-ról (467/521 = 0,90) 54%-ra csökkenti (467/867 = 0,54).

Tekintettel arra, hogy élelmezési igényeink egyre növekednek, de termesztett növényeink termelékenysége csak egy bizonyos határig fokozható trágyázással, öntözéssel, rovar-, gomba- és gyomirtószerek alkalmazásával, ez pedig egy költséges és sokszor környezetszennyezõ eljárás, a probléma megoldásának fõ lehetõsége a növények fény-, víz- és ásványi só-hasznosításának hatékonyabbá tételében rejlik. Ennek egyik módja a fotorespiráció **korlátozása** lenne, tudva, hogy mérsékelt égövi termesztett növényeink többsége a fotoszintézissel egyidõben erõs fénylégzést folytat.

A Rubisco két versengõ gáznemû szubsztrátumának mennyiségi arányát megváltoztatva, a CO_2 koncentrációjának növelésével (3-5 térfogat %-ig) jelentõsen emelhetõ a fotoszintetikus biomassza-termelés. Hasonló hatás érhetõ el a légtér oxigéntartalmának a lecsökkentésével (1-2 tf.%-ig). Csakhogy a CO_2/O_2 arány ilyen mértékû növelése aligha valósítható meg a természetben, legfeljebb költségesen felszerelt üvegházakban. A levélbõl a külsõ környezet O_2-szegénysége nem iktathatja ki a Rubisco oxigenáz aktivitását, ugyanis a kloroplasztiszokban a fotoszintézis során állandóan termelõdik újabb és újabb O_2-mennyiség, mégpedig annál több, minél intenzívebb a fotoszintézis. Tehát a fotoszintézis erõsödésével a fénylégzés is fokozódik, határt szabva a folyamat hatékonyságának.

A fotorespirációs anyagcsere néhány sajátos **gátlóanyaga** is ismert. Egyes vegyületek a fénylégzéshez kapcsolódó nitrogén-anyagcserét állítják le, ilyenek például a glutamin szintetázt gátló metionin-szulfoximin és a glutamát szintáz inhibitoraként ismert azaszerin. Az ideális gátló az lenne, amely specifikusan **fékezné a Rubisco oxigenáz aktivitását**, anélkül, hogy befolyásolná karboxiláz mûködését. Ez a gátlóanyag aránylag kis molekulasúlyú lehetne, hogy saját szállítófehérje nélkül átjuthasson a kloroplasztisz kettõs burkoló-membránján. Lehet, hogy antibiotikumszerû anyagot kell keresni, ugyanis a Rubisco aktív centruma a kloroplasztisz saját, prokarióta

(bakteriális) típusú genomja által kódolt nagy alegységeiben található.

Az az ötlet is megszületett, hogy a fénylégzés beindulásáért felelõs enzim megfelelõ génjeit kellene izolálni, *in vitro* (mesterséges körülmények között) módosítani génsebészeti technikával, majd visszajuttatni a növénybe (pontosabban olyan növényi sejtekbe, amelyekbõl új növények regenerálhatók), így ezek a növények gyenge oxigenáz aktivitású Rubisco-t állítanának elõ, és ezt a képességüket utódaikba is átörökítenék. A problémát megnehezíti az a körülmény, hogy az enzimnek ugyanaz a katalitikus régiója mindkét gázmolekula (a CO_2 és O_2) számára, habár a karboxiláz reakcióban a ribulóz-1,5-difoszfát egy lizin $–NH_2$ csoportjához kötõdik, az oxigenáz reakcióhoz pedig egy ciszteinnel való kapcsolat kialakulása szükséges. A cél nem a fénylégzés teljes kiiktatása, hanem olyan mértékû korlátozása, mely az adott környezeti feltételek mellett nem károsítja a növények életképességét, csupán javítja fotoszintézisük hatásfokát. A továbbiakból kiderül, hogy a fénylégzés mérséklésének megoldását a növényvilág régóta megtalálta és alkalmazza, számos növény a törzsfejlõdés során sajátos szénasszimilációs anyagcsereutakat alakított ki a CO_2-nak a Rubisco körüli koncentrálására.

A C4 típusú szénasszimiláció anyagcsereútja, szabályozása és adaptatív jelentõsége

Meleg égövi magas hõmérsékleten a Rubisco oxigenáz (lebontó) mûködése jelentõsen erõsödik a karboxiláz (felépítõ) aktivitásához viszonyítva, így ilyen körülmények között fennáll annak veszélye, hogy a légköri alacsony CO_2-koncentráció és a magas O_2-tartalom mellett a fotorespirációs anyaglebomlás nagy szervesanyag veszteséget okozzon. Ennek elkerüléséért számos trópusi és szubtrópusi lágy szárú növény olyan szénasszimilációs utat fejlesztett ki, amelyben a CO_2-ot elsõdlegesen megkötõ enzim nem a Rubisco, és ennek segítségével lehetõvé válik a CO_2 koncentrálása a sajátos sejtek plasztiszaiban lokalizált Rubisco köré, így magasabb hõmérsékleten sem folyhat számottevõ fénylégzés, ha pedig ez bizonyos mértékben végbe is megy, a felszabadított CO_2 a növényben újrahasznosul. Mivel ezen növényeknél a széndioxid fényben zajló elsõdleges fixációjának közvetlen elsõ terméke 4 szénatomos szerves vegyület (oxálecetsav és az ebbõl azonnal keletkezõ almasav vagy aszparaginsav), ezt az

anyagcsereutat C4 típusú szénasszimilációnak nevezzük. A C4-es fajok fotoszintetikus adaptációja annyira hatékony, hogy közöttük találhatók a legnagyobb termelékenységû növények (pl. a cukornád, a kukorica), természetesen a magas hõmérsékleti viszonyok (30-40 °C) és erõs fény mellett, amihez sajátosan alkalmazkodtak. A C4-es típusú növények csoportjába több, mint ezer faj tartozik a zárvatermõk 19 családjából, sok képviselõvel a *Poaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Chenopodiaceae* és *Portulacaceae* családokból, az *Amaranthaceae* családnak pedig majdnem minden faja ide sorolható. Néhány Hawaii-ban élõ *Euphorbia* faj kivételével, melyek cserjék, a C4-es növények mind lágyszárúak. Ez az anyagcsereút polifiletikusan (legalább 3 vonalon) alakult ki a trópusi élõhelyeken (valószínûleg szavannákban).

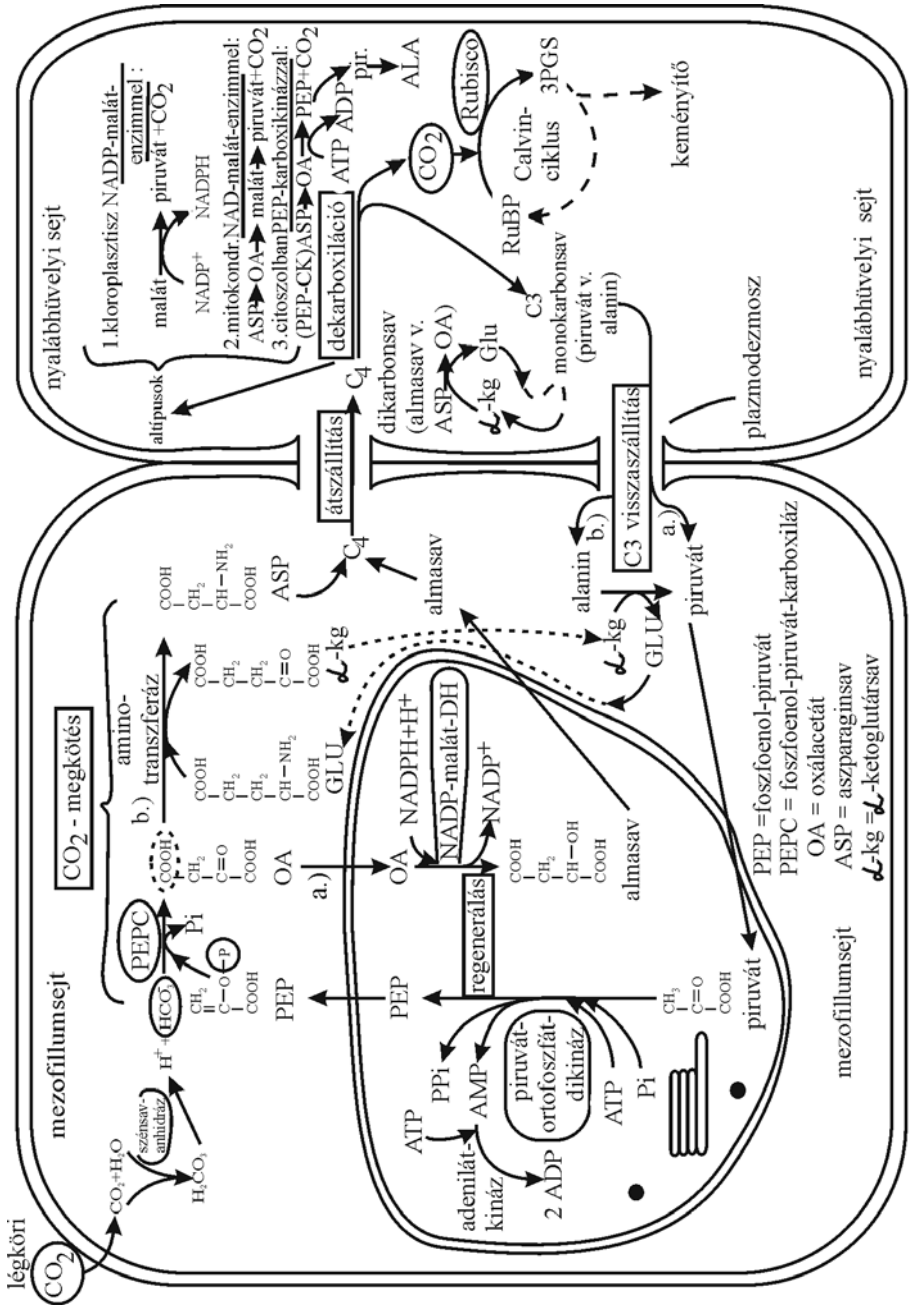
Az elsõdlegesen képzõdõ 4 szénatomos dikarbonsavak csak a megkötött széndioxid szállítói azon sejtek felé, melyekben ez koncentrálódik, és felszabadulva a C4 savból belép a Calvin-ciklusba. Tehát a C4-es típusú növényekben a C3 típusú szénasszimiláció is mûködik, meghatározott sejtekben kompartmentáltan, de ez a CO_2-ot nem a külsõ légkörbõl, hanem egy C4-es ciklus által kapja, amely más asszimiláló sejtekben mûködik, és közvetlen szacharidszintézist nem eredményez.

A C4 típusú növények leveleinek sajátos jellemzõje a koszorúbélyegek, vagyis az ún. **Kranz-anatómia** jelenléte, ami e specifikus szénasszimilációs út szerkezeti alapját képezi. A C4-es növények levéllemezében minden levéleret (fa-háncs nyalábot) két koncentrikus hengerpalást (kettõs érkoszorú) formájában veszik körül a nyalábhüvely parenchima és a mezofillum sejtjei. A mezofillum homogén típusú, szivacsos, asszimiláló alapszövet építi fel, melynek sejtjei nem a levél felületeivel párhuzamos sorokban, hanem körkörösen, illetve sugarasan állnak az erek körül. A nyalábhüvely parenchimát, a többi növény levelében találhatótól eltérõen, asszimiláló, kloroplasztiszoskat tartalmazó sejtek alkotják. A C4-es növények levelében tehát a mezofillum homogén, de kétféle asszimiláló alapszövet van jelen: a szivacsos klorenchima és a fotoszintetizáló nyalábhüvely parenchima. Az elõbbi az erek körüli külsõ sejtkoszorút, az utóbbi pedig a belsõ koszorút alkotja. A kétféle asszimiláló szövet között szoros közvetlen kapcsolat van az egymással érintkezõ sejtfalakon áthaladó számos plazmodezmoszon keresztül (a szimplasztikus úton), ezeken át állandó kétirányú anyagszállítás zajlik a mezofillum és a nyalábhüvely között. A kétféle asszimiláló sejt közötti válaszfalban számos C4 fajnál szigetelõ

szuberinréteg van, ami korlátozza a szén-dioxid kiszabadulását a nyalábhüvelyi sejtekbõl e viszonylag nagy határfelület mentén. A Kratz-anatómia által a mezofillum bármely sejtje maximálisan két sejtnyi távolságra van a nyalábhüvely parenchima valamely sejtjétõl. A specializálódás további jeleként, legalábbis a C4-es növények azon altípusánál, melynél mezofillumból a nyalábhüvelybe átszállítódó C4-es dikarbonsav (a CO_2-hordozó) az almasav (pl. a kukoricánál, a cukornádnál stb.), megfigyelhetõ a **kloroplasztisz-dimorfizmus** is. A mezofillum sejtek plasztiszaiban vannak gránumok, sok bennük a plasztoglobulus, de sohasem tartalmaznak keményítõszemcséket. A nyalábhüvely parenchima sejtjeiben levõ nagyméretû kloroplasztiszokban nincsenek gránumok, ami egyben azt is jelenti, hogy alig van bennük mûködõképes PS II, vagyis alig történik vízbontásos O_2-termelés és nem mûködik a lineáris elektrontranszport, tehát NADPH sem képzõdik. Az, hogy gránumok hiányában alig van O_2-termelés, erõsen kedvez a Rubisco karboxiláz mûködésének (kevés O_2 verseng a CO_2-dal), de a CO_2 redukciójához szükséges NADPH-t egy másik folyamat biztosítja ezekben a plasztiszokban. A mezofillum sejtekben levõkkel ellentétben, a nyalábhüvelyi plasztiszok sztrómájában számos keményítõszemcse van jelen, de hiányoznak a plasztoglobulusok. Mindezek a szerkezeti jellegek biztosítják, hogy egyazon idõben, de **térben elkülönülve** játszódnak le a C4-es szénasszimiláció egyes, sajátos folyamatai a mezofillumban. A C3-as út folyamatai a nyalábhüvely parenchimában, a kétféle sejttípus szoros közre-mûködésével azért, hogy magas hõmérsékleten is a Rubisco karboxiláz aktivitása lényegesen felülmúlja ezen enzim oxigenáz mûködését. Ehhez ATP-többlet szükséges a C3-as úthoz viszonyítva, de ezt az erõs fényben zajló intenzívebb fotofoszforiláció könnyen fedezi, és ez sokkal kisebb energetikai hatásfokcsökkenést jelent, mint az, amelyet az erõs fénylégzés okozna. A **Hatch-Slack-Kortschak ciklus** szerepe az, hogy kötött formában koncentrálja a CO_2-ot a nyalábhüvelyi sejtek plasztiszaiban levõ Rubisco köré. Ennek köszönhetõen a koszorú-bélyeges levelek szintjén nem észlelhetõ a fénylégzés, a C4-es növényeknek a CO_2 iránti affinitása nagyon nagy, illetve nagyon alacsony és a hõmérséklettõl független a CO_2 kompenzációs pontja.

A C4-es növényeknél a légkörbõl felvett CO_2 a mezofillumsejtek citoszoljában kötõdik szerves molekulához, és ezt a folyamatot nem a

Rubisco, hanem egy másik karboxiláz: a **foszfoenolpiruvát-karboxiláz** (PEPC) katalizálja. A mezofillumsejtekbe jutó CO_2-nak azonban megkötõdés elõtt hidratálódni kell, a citoszolban levõ szénsavhidráz (CA - ang. “carbonic anhydrase”) segítségével. A képzõdött szénsav disszociálódik, és a **bikarbonát** anion az, amelyet a citoszolikus PEPC



66. ábra. A C4 típusú szénasszimiláció és a Hatch-Slack ciklus CO_2-koncentráció szerepe

szubsztrátumként felismer. A Rubisco-val ellentétben a PEPC nem ismeri fel az O_2-t, így nem indíthatja be a fénylégzést. Ugyanakkor a PEPC nagyon nagy affinitást mutat a HCO_3^--tal szemben, így nagyon alacsony CO_2-koncentráció mellett is hatékony fixáció folyik. A bikarbonátot a PEPC a foszfoenolpiruváthoz kapcsolja. Ez a mezofillumsejtek kloroplasztiszaiban képzõdik (pirolszõlõsavból) és innen jut ki a citoszolba. A PEPC által katalizált elsõdleges CO_2-fixációs reakció eredményeként **oxálecetsav** (C4-dikarbonsav) képzõdik, amelynek az egyik karboxilcsoportja a megkötött CO_2-ot képviseli. Az oxálecetsav egyes C4-es növényeknél bejut a mezofillumsejt plasztiszaiba, ahol **almasavvá** alakul, ez pedig kikerül a citoszolba, a C4-es növények másik csoportjánál pedig a mezofillumsejtek citoszoljában az oxálecetsav a glutaminsav segítségével történõ transzaminálás által **aszparaginsavvá** alakul. A **PEPC** tetramerként mûködik, melynek mindegyik monomerje 41 a-hélixet tartalmaz térszerkezetében. A 4 egyforma monomer körbevesz egy hidrofób csatornát, ahol a malát vagy az aszparaginsav kötõhelye található. Az enzim aktív helye a b alegység N-terminális régiójában található, ha pedig az oxálecetsavból termelt aszpartát nem használódik fel, akkor meghatározott aminosavakhoz kötõdve a PEPC gátlását idézi elõ. A C4-es dikarbonsav (az almasav vagy az aszparaginsav) a mezofillumsejtek citoszóljából a plazmodezmoszokon átjut a nyalábhüvely parenchima valamely sejtjébe, ahol **dekarboxilációval** felszabadítja az elõzõleg megkötött CO_2-ot. A C4 dikarbonsav dekarboxilációja során visszamaradó C3 monokarbonsav (piroszõlõsav vagy alanin) visszajut a mezofillumsejtbe, itt a piruvát bejut a kloroplasztiszokba, ahol foszfoenolpiruvát képzõdik, ez kijut a citoszolba és a PEPC segítségével újabb CO_2 kötõdik meg, így a ciklus újrakezdõdik (66. ábra).

A nyalábhüvelyi sejtekben nincs szénsav anhidráz, ami a széndioxidot bikarbonáttá alakítaná. A **foszfoenolpiruvát regenerálódása** a mezofillumban fotoszintetikus ATP-t igényel, ezzel magyarázható , hogy a C4-es növények a 2 NADPH mellett a C3-as típusúaktól eltérõen nem 3, hanem 5 ATP-t használnak el egy CO_2 asszimilációjához. Megjegyezzük, hogy bár a Calvin-ciklus legtöbb enzime hiányzik a mezofillum kloroplasztiszaiból, itt jelen vannak a 3-foszfoglicerinsav redukálásának enzimei, a segítségükkel keletkezõ trióz-foszfátok pedig vagy tartalék cukrok képzõdésére használódnak, vagy a nyalághüvelyi

sejtekbe jutnek és részt vesznek a ribulóz-1,5-difoszfát újraképzésében. A redukciókor egy proton használódik el, ami ellensúlyozza annak a protonnak a képzõdését, amely a mezofillumsejtben a szén-dioxid hidratációjakor a bikarbonát anionnal együtt szabadult fel a szénsavból. Továbbá, a 3-foszfoglicerinsav egy része, a foszfoglicerát mutáz és az

4. táblázat. A C4 dikarbonsavak dekarboxilációjának típusai

Dekarboxiláló enzim a nyalábhüvelyben	C4-dekarboxiláció helye a nyalábhüvelyi sejtben	Nyalábhüvelybe jutó C4 sav	Mezofillumba visszakerülõ C3 sav	Energetikai változás	Nyalábhüvelyi plasztiszok típusa és helyzete	Példa
1	2	3	4	5	6	7
NADP-malát enzim (NADP-ME)	kloroplasztisz	almasav	pirolszõlõsav	NADPH-képzõdés	gránum nélküli, centrifugális	Zea mays, Saccharum officinarum, Sorghum bicolor
NAD-malát enzim (NAD-ME)	mitokondrium	aszparaginsav	alanin	NADH-képzõdés	gránumos, centripetális	Panicum miliaceum, Amaranthus retroflexus, Cynodon dactylon, Portulaca oleracea
PEP-karboxikináz (PEP-CK)	citoszol	aszparaginsav	alanin + PEP	ATP-elhasználás	gránumos, centrifugális	Panicum maximum, Urochloa panicoides

enoláz hatására a mezofillumsejtek citoszoljában foszfoenolpiruváttá alakulhat. Ezáltal közvetlen metabolikus kapcsolat létesül C4 ciklus és a C3 ciklus (Calvin-ciklus) között.

A kloroplasztisz burkolómembránjain keresztüli transzport fõ sajátossága a C4 növényekben, hogy fotoszintézis során a mezofillum plasztiszai importálnak 3-foszfoglicerinsavat és exportálnak trióz-foszfátokat, a nyalábhüvelyi színtestek pedig exportálják a 3-foszfoglicerinsavat és importálják a trióz-foszfátokat, amelyek a

mezofillum kloroplasztiszaiban történõ redukcióval képzõdtek. Továbbá, a C4 növények mezofillumi plasztiszainak foszfát-transzlokátora (mely nagyon hasonlít a C3 növényekben levõhöz) trióz-foszfátok és 3-foszfoglicerinsav mellett foszfoenolpiruvátot is exportál a citoszolba a szervetlen foszfát cseréjében.

A C4 dikarbonsav dekarboxilációjának módja szerint, valamint annak alapján, hogy almasav vagy aszparaginsav transzlokálódik a nyalábhüvelyi sejtekbe, illetve aszerint, hogy piroszõlõsav vagy alanin kerül vissza a mezofillumba a dekarboxiláció után, a C4-es szénasszimilációs útnak **három altípusa** alakult ki (4. táblázat).

Mindhárom esetben a nyalábhüvelyi sejtbe jutó számos C4 dikarbonsav molekula dekarboxilációjakor felszabaduló **CO_2** az itteni kloroplasztiszokba jutva **koncentrálódik a Rubisco körül**, belép a Calvin-ciklusba, és akár a C3-as növényeknél, cukrokká redukálódik.

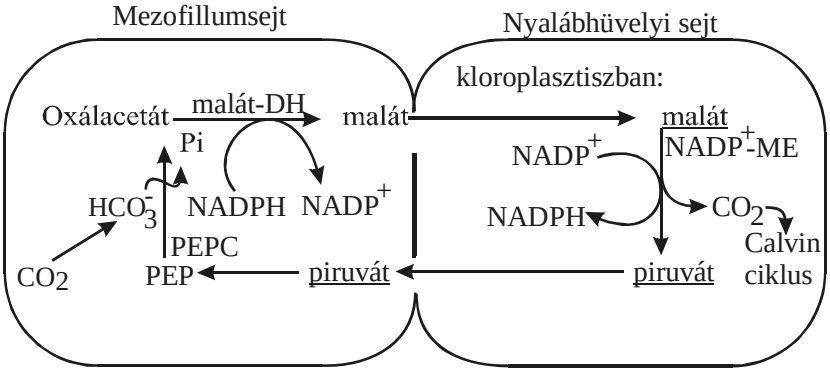
A fotoszintetikus CO_2-fixáció a mezofillum sejtjeiben nem eredményez közvetlen cukorszintézist, mert a rögzített CO_2 az almasav vagy az aszparaginsav terminális karboxilcsoportjaként õrzõdik meg, amíg nem transzlokálódik a Rubisco-t tartalmazó nyalábhüvelyi sejtekbe.

A C4-es szénasszimilációs út három altípusának létezése arra utal, hogy ez a fotoszintetikus anyagcsere polifiletikusan alakult ki a különbözõ növénycsoportok törzsfejlõdése folyamán.

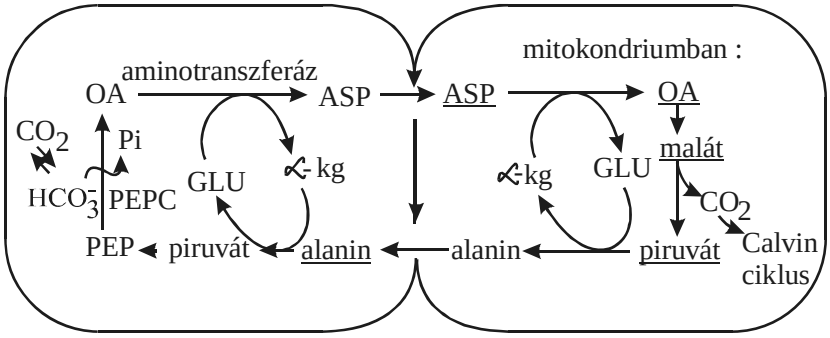
Az egyik altípus a **NADP-malát enzim** (NADP-ME) típus, amely megtalálható pl. a kukoricánál, cukornádnál, ciroknál stb. A CO_2 megkötésének eredményeként keletkezõ oxálecetsav a mezofillumsejt kloroplasztiszába jut, ahol a fotoszintézis fényszakaszában termelõdõ NADPH felhasználásával almasavvá alakul. Ez kijut a citoszolba, innen a nyalábhüvelyi sejtbe transzlokálódik, itt pedig bejut a centrifugális helyzetû (a mezofillum felõli sejtfal mentén elhelyezkedõ), gránum nélküli kloroplasztiszok valamelyikébe. A dekarboxilációt (a CO_2 felszabadítását az almasavból) a NADP-malát enzim végzi, miközben piroszõlõsav marad vissza. Ebben a reakcióban redukált NADPH is keletkezik, ami azért fontos, mert ezen plasztiszokban nem mûködik a lineáris elektrontranszport, a ciklikus elektronszállítás pedig csak ATP-t termel, NADPH-t viszont nem. A CO_2 belép a Calvin-ciklusba, az almasavból visszamaradó piroszõlõsav pedig kijut a citoszolba, átszállítódik a szomszédos mezofillumsejt citoszoljába (ahonnan az almasav származott), innen bekerül egy kloroplasztiszba, itt pedig a piruvát-ortofoszfát-dikináz által katalizált reakcióban újraképezi a Hatch-Slack

ciklus elsődleges CO_2-akceptorát, a foszfoenol-piruvátot.

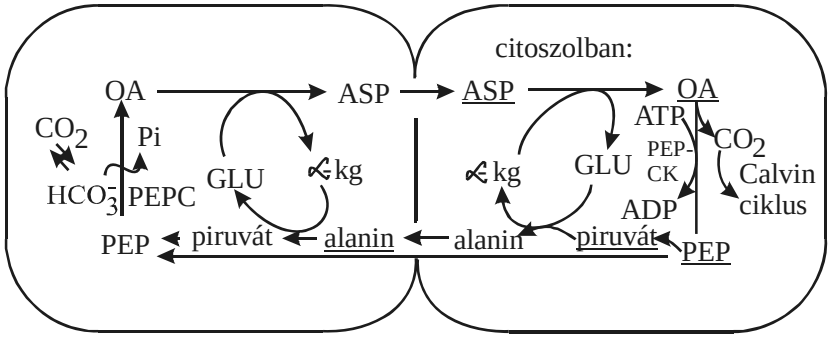
1.NADP-malát enzim típus:



2.NAD-malát enzim típus:



3.PEP-karboxikináz (PEP-CK) típus:



67. ábra. A C4 altípusok

Egy másik változat a **NAD-malát enzim** (NAD-ME) altípus, amely megtalálható pl. a *Panicum miliaceum* (köles), *Amaranthus retroflexus, Cynodon dactylon, Portulaca oleracea* fajoknál. A

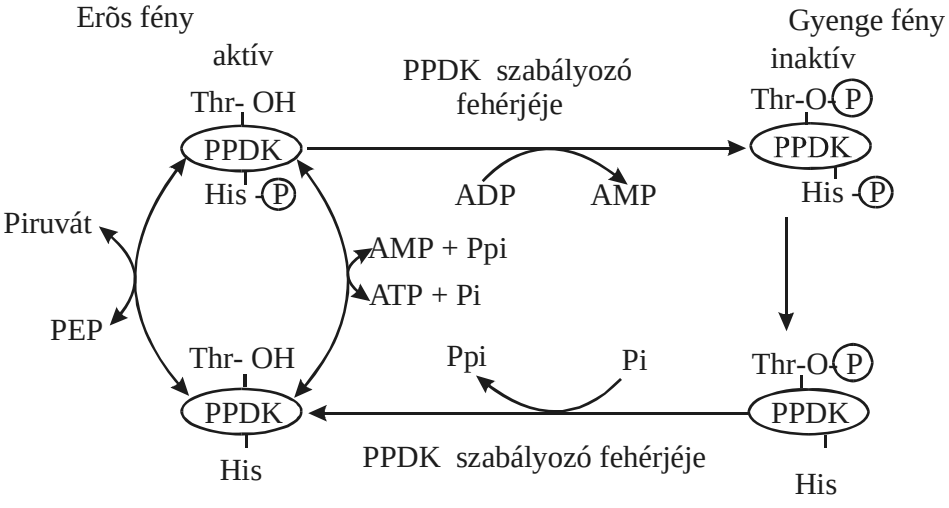
mezofillumsejtek citoszoljában az oxálecetsavból, a glutaminsav részvételével történõ transzamináció során aszparaginsav keletkezik, ez átjut a szomszédos nyalábhüvelyi sejtbe, itt pedig a mitokondriumba kerül, ahol transzaminációval (a-ketoglutársavból való glutaminsav képzõdés mellett) újraképzõdik az oxálacetát. Ez NAD-specifikus malát-dehidrogenázzal almasavvá alakul, ez pedig oxidatív dekarboxilációt szenved a mitokondriális NAD-malát enzim hatására. A felszabaduló CO_2 átkerül a nyalábhüvelyi sejtek centripetális helyzetû (az ér szállítóedényei felé nézõ sejtfal mentén tömörülõ) kloroplasztiszokba, ahol belép a Calvin-ciklusba. A visszamaradó piroszõlõsav kijut a mitokondriumból a citoszolba, ahol transzaminálással (szintén a glutaminsav segítségével) alaninná alakul. Az alanin átjut a szomszédos mezofillumsejt citoszoljába, itt pedig transzaminációval (miközben a-ketoglutársavból glutaminsav lesz) piruvátot képez. Ez a plasztiszba jutva a már ismertetett módon újraképezi a foszfoenol-piruvátot.

A harmadik változat a **PEP-karboxikináz** (PEP-CK) altípus, mely jellemzõ pl. a *Panicum maximum* és az *Urochloa panicoides* fajokra. Akár az elõbbi esetben, szintén aszparaginsav transzlokálódik a nyalábhüvelyi sejtekbe, itt viszont a citoszol szintjén képzõdik belõle transzaminálással ismét oxálecetsav. Ez ATP felhasználásával dekarboxilálódik, a PEP-karboxikináz által katalizált reakcióban. A CO_2 belép a centrifugális helyzetû kloroplasztiszok Calvin-ciklusába, a visszamaradó foszfoenolpiruvát pedig részben visszajut a mezofillumsejtbe, részben pedig ATP képzõdése közben piroszõlõsavvá alakul. Ebbõl alanin jön létre, ami szintén visszajut a mezofillumsejbe. Itt transzaminálással piroszõlõsavvá alakul, ez pedig a kloroplasztiszban foszfoenolpiruvátot képez, akár a többi altípus esetében is (67. ábra).

A mezofillumsejtek kloroplasztiszaiban a **piruvát-ortofoszfát-dikináz** (PPDK) által katalizált reakcióban a foszfoenol-piruvát mellett pirofoszfát és AMP keletkezik. Ez utóbbi az adenilát kináz segítségével egy ATP-vel reagál, és így két ADP jön létre.

A C4 dikarbonsavak átszállítását a nyalábhüvelyi sejtekbe és a C3 monokarbonsavak visszajutását a mezofillumsejtekbe kompenzáló protonáramlás és egyéb ionok irányított transzlokációja kíséri, így megmarad a pH- és töltésegyensúly a kétféle asszimiláló sejtben. A Hatch-Slack ciklus nettó hatása a CO_2 koncentrálása a nyalábhüvelyi sejtekbe, és a C4-es és C3-as ciklusok kombinált mûködése során egy CO_2 asszimilációjához összesen 5 ATP és 2 NADPH használódik fel.

Ezen magasabb energiaigény miatt a C4-es növények több fénykvantumot igényelnek egy CO_2 fixációjához, mint a C3 típusúak. Ez



68. ábra. A piruvát-foszfát-dikináz (PPDK) szabályozási vázlata

könnyen biztosítható, hiszen a C4-esek élettere napfényben bõvelkedik. A Calvin-ciklushoz kapcsolódó fénylégzés a C4-es növények leveleiben is zajlik, de sokkal kisebb mértékben, mint a C3 típusúaknál. A peroxiszómális enzimek fõleg a nyalábhüvelyi sejtekre korlátozódnak, az innen felszabaduló CO_2 pedig a mezofillumsejtekben újra megkötõdhet és visszajuthat a Rubisco köré. Ez magyarázza azt, hogy az egész levél szintjén nem mérhetõ a fénylégzéses CO_2-leadás, és azt, hogy a C4-es növényeknél hiányzik a Warburg-effektus (a fotoszintetikus szén-asszimilációnak az O_2 általi gátlása).

A fotorespirációs pazarlás hiánya magyarázza a C4-es növények nagyon magas termelékenységét 30 °C feletti hõmérséklet és erõs fény mellett. Alacsonyabb hõmérsékleten és gyenge fényben azonban a C3-as növények produktivitása nagyobb. A NADP-malát-enzim altípusba tartozó növényeknél a nitrát-reduktáz és a nitrit-reduktáz csakis a mezofillumban mûködik, ami összefügg a gránum nélküli kloroplasztiszok csökkent lineáris elektrontranszportjával a nyalábhüvely parenchima szintjén. Ez is egyik élettani jellemzõje a kloroplasztisz-dimorfizmusnak az illetõ növények leveleiben.

A C4-es szénasszimilációs ciklus kulcsenzimeit is a **fény szabályozza**. Fény által aktiválódik a **PEPC**, a NADP-malát-dehidrogenáz és a piruvát-ortofoszfát dikináz. A **NADP-malát-**

dehidrogenáz a ferredoxin-tioredoxin rendszer általi szabályzás alatt áll, vagyis megvilágítás hatására redukálódva aktiválódik, sötétben pedig oxidálódva inaktiválódik. A **piruvát-ortofoszfát dikináz** (PPDK), mely csak a mezofillumsejtek plasztiszaiban van jelen és hiányzik a C3-as növényekbõl, bonyolultabb szabályozás alatt áll, amelyet a levelet érõ fény erõssége határoz meg. Az enzim gyorsan inaktiválódik amikor a fényerõsség egy bizonyos érték alá csökken, és fokozott megvilágításkor aktiválódik (68. ábra).

Az inaktiváció annak tulajdonítható, hogy az enzim egyik treoninja ADP-függõ foszforilációt szenved, aktivációkor pedig ezen treonil foszfátcsoportja foszforolitikusan eltávolítódik. Mindkét folyamatot (a foszforilációt és a **pirofoszforolízist**) egyazon **szabályozófehérje** katalizálja. A piruvát-ortofoszfát-dikináz katalitikus mûködése során egy foszforilált hisztidingyök képzõdik. A hisztidinil-foszfát átszállítódik a piruvátra, és így jön létre a foszfoenolpiruvát. Gyenge fényben, amikor kevés a mezofillumsejtbe visszajutó piruvát, az aktív, foszforilált hisztidinilt tartalmazó enzim szubsztrátummá válik egy ADP-függõ foszforilációs reakcióban, amit a szabályozófehérje katalizál, így a PPDK inaktiválódik. Erõs fényben ugyanez a szabályozófehérje megvalósítja az enzim pirofoszforolitikus reaktivációját. Azt, hogy a rendelkezésre álló enzimmolekulákból mennyi van a katalitikusan aktív formában, befolyásolja a piruvát, az ortofoszfát, az AMP, az ADP és az ATP mindenkori szintje.

5.táblázat. A C3 és a C4 növények fõbb jellemzõinek összehasonlítása

Jelleg	C3-as növények	C4-es növények
1. levélszerkezet	felülettel párhuzamosan rétegzett mezofillum	koszorúbélyegek (Kranz-anatómia), sajátos nyaláb-hüvelyparenchima
2. kloroplasztisz-dimorfizmus	nincs	jelen lehet (gránumos és gránum nélküli típus)
3. levélérsûrûség	kisebb	nagy
4. a levél nettó fénylégzése	jelen van, a bruttó foto-szintézis 30-50%-át is kiteheti	nem mérhetõ
5. nettó fotoszinte-tikus fluxus	alacsony (≤ 30 mg CO_2 · dm^{-2} h^{-1}	magas (60-100 mg CO_2 · dm^{-2} h^{-1}

6. a nettó fotoszintetikus fluxus	alacsony (≤ 200 Wm^{-2})	magas (400-600 Wm^{-2})
7. CO_2 kompenzációs pont (Γ)	magas (30-60 μl CO_2 l^{-1}) hőmérsékletfüggő	alacsony (10 μl CO_2 l^{-1}) hőmérséklettől független
8. Warburg effektus a levél szintjén	van	nincs
9. a nettó fotoszintézis hõmérsékleti optimuma	15-25 °C	30-45 °C
10. az asszimilátumok $^{13}C/^{12}C$ aránya	alacsonyabb $\delta^{13}C=\left[\frac{(^{13}C/^{12}C)\ \text{minta}}{(^{13}C/^{12}C)\ \text{standard}}-1\right]\cdot 10^3 \approx -2{,}8\ \%$	magasabb $\delta^{13}C=\left[\frac{(^{13}C/^{12}C)\ \text{minta}}{(^{13}C/^{12}C)\ \text{standard}}-1\right]\cdot 10^3 \approx -1{,}4\ \%$
11. primer CO_2-kötõ enzim	Rubisco	PEPC
12. a szénforrás közvetlen formája	CO_2	HCO_3^-
13. a primer CO_2 fixáció intracelluláris helye	kloroplasztisz sztrómája	citoszol
14. a CO_2 megkötésének elsõ kimutatható termékei	C3 szerves sav: foszfoglicerinsav	C4 dikarbonsav: oxálecetsav, almasav vagy aszparaginsav
15. sztómaellenállás a CO_2-dal szemben	alacsony	magas
16. nezofillum-ellenállása CO_2-dal szemben	magas	alacsony
17. peroxiszámák száma	magas	alacsony
18. CO_2-leadás fényben	van	nincs
19. egy CO_2 asszimilációjának energiaigénye	3 ATP + 2 $NADPH+H^+$	5 ATP + 2 $NADPH+H^+$
20. asszimilátumok transzlokációs rátája	alacsony	magas
21. a primer karboxiláló enzim CO_2-affinitása	alacsony	magas

22. a Rubisco rész-aránya az oldott fehérjetartalomból	40-50%	8-20%
23. szénsav-anhidráz aktivitás	magas	alacsony
24. a sötétszakasz közvetett kvantum-szükséglete (mól foton/mól CO_2)	12	15
25. az energiaátalakítás hatékonysága: a.) gyenge fényben b.) erõs fényben	5% 1-2%	4% 3-5%
26. nettó fotoszintézis-ráta (mg szárazanyag dm^{-2} nap a.) az egyedfejlõdés átlagában b.) a növekedési fázisban	50-150 200	70-220 400-800
27. növekedési ráta (g szárazanyag $dm^{-2}nap^{-1}$)	0,5-2	3-5
28. a biomassza tápértéke	magasabb	alacsonyabb
29. *a/b*- klorofill arány átlagértéke	2,8 ± 0,3	3,6 ± 0,6
30. P700/ összklorofill arány	1,2 ± 0,1	1,8 ± 0,2
31. ferredoxin/ összklorofill arány	2,4	5
32. a virágképzést általában serkentõ fotoperiódus	hosszú nappal	rövid nappal
33. a nettó fotoszintézis hõmérsékletfüggése: a.) alsó határ általában b.) felsõ határ c.) 25 °C és 35 °C között	-2 - 0°C 45°C csökken	+5 - +8°C 60°C emelkedik
34. 1 g szárazanyag termeléshez elpárologtatott vízmennyiség	500-1000 g	250-400 g
35. a CO_2-fixáció rátájának növekedése a külsõ CO_2- koncentráció növekedésével, fényben	3000 ppm CO_2-ig észlelhetõ	nem észlelhetõ
36. a CO_2-fixáció rátájának növekedése az O_2 koncentrációcsökkenésével, fényben	1 % O_2-ig észlelhetõ	nem észlelhetõ

A C4-es jellegek megnyilvánulását **domináns regulátor gének** ellenõrzik, amelyek meghatározzák, hogy a C4-es szindrómáért felelõs struktúrgének megnyilvánulnak vagy inaktív állapotban maradnak. Például az *Eleocharis vivipara* nevû sásfélénél szárazföldi körülmények között a C4-es jellegek fejlõdnek ki, míg a vízben alámerült fenotípus a C3-as tulajdonságokat viseli. Továbbá, a C4-es növényeknél ugyanaz a nukleáris és plasztidiális genom van jelen mind a mezofillum, mind pedig a nyalábhüvely parenchima sejtjeiben, habár ezek más-más enzimrendszert és különbözõ plasztisztípusokat fejlesztenek ki. Például kukoricánál a csíranövény fiatal leveleiben a nyalábhüvelyi sejtek is gránumos kloroplasztiszokat tartalmaznak, és a Rubisco a mezofillumsejtek színtesteiben is jelen van, vagyis mindkét típusú asszimiláló sejtben kezdetben átíródnak mRNS-be mind a sejtmagban kódolt kis alegységek, mind pedig a plasztiszkromoszómában kódolt nagy alegységek génjei. A **C4-es jellegek** specifikus megnyilvánulása (gránumok eltûnése a nyalábhüvelyi plasztiszokból, a Rubisco eltûnése a mezofillum plasztiszaiból, a PEPC megjelenése a mezofillumsejtek citoplazmájában, a PPDK képzõdése a mezofillum színtesteiben stb.) csupán a **levél fotomorfogenézise során** jelentkezik. A megvilágítás hatására létrejövõ aktív fitokrómforma (P_{fr}) serkenti a Rubisco génjeinek megnyilvánulását specifikusan a nyalábhüvelyi sejtekben és indukálja a C4 ciklus génjeinek expresszióját.

Mivel az adaptív evolúció során örökletesen rögzült metabolikus sajátosságokat fejlesztettek ki, a C4-es növények számos élettani paraméterük alapján jól azonosíthatók. Biomassza-gyarapodási rátájuk 3-5 g szerves szárazanyag dm^2-nyi levélfelületre és egy napra vonatkoztatva, biomasszájuk energiaértéke viszont alacsony.

A C3 és C4 szénasszimilációjú növények közötti fõ különbségeket az 5. táblázat foglalja össze.

A C4-es szénasszimilációs út nyilvánvaló **adaptív elõnyök**et biztosít a meleg és a fényben bõvelkedõ termõhelyeken való elterjedés és a hatékony fotoszintézis szempontjából. Egyik elõnye az, hogy mivel a Hatch-Slack út begyûjti a CO_2-ot a nyalábhüvelyi sejtek kis O_2-termelésû plasztiszainak Rubisco-ja köré, gyakorlatilag megszûnteti a fénylégzést, amely meleg környezetben nagyon erõs lenne. A C4-es növények másik jelentõs elõnye az, hogy sokkal hatékonyabban hasznosítják a vizet, mint a C3-as növények, azáltal, hogy mérsékeltebb párologtatás mellett is jól fotoszintetizálnak. A foszfoenolpiruvát-

karboxiláz affinitása a HCO_3^- iránt olyan magas, hogy gyakorlatilag telítõdik a légköri alacsony CO_2 koncentrációnak megfelelõ értékeken.

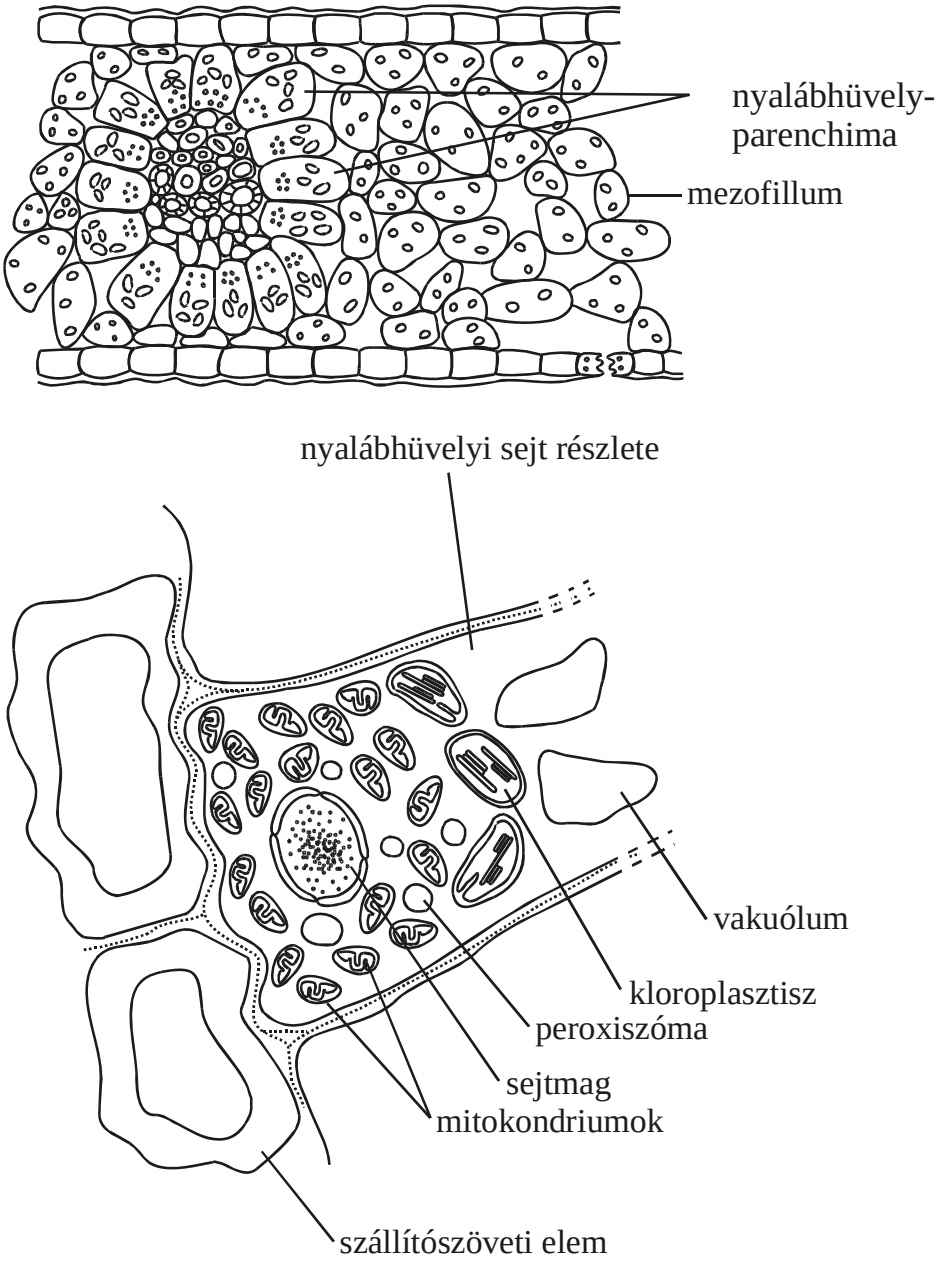
Ez lehetõvé teszi, hogy a C4-es növények csökkent sztómanyílás vagyis mérsékelt párologtatásos vízvesztés mellett ugyanolyan vagy még nagyobb rátával kössék meg a CO_2-ot, mint a C3-as növények teljesen kinyílt légréssel. Ezért van az, hogy míg a C3-as növény 1 g szárazanyag termelésekor 500-1000 ml vizet párologtat, C4-es növényeknél csupán 250-500 ml víz adódik le párologtatással 1 g szárazanyag képzõdéséhez. Lehetséges, hogy szélsõséges esetben a C4 dikarboxilát ciklus kizárólag arra szolgál, hogy csökkentse a vízveszteséget, habár a C4-es növények nem kifejezetten szárazságtûrõk. Ilyen helyzetben a C4-es út szerepe nem a fotoszintetikus biomassza gyarapodás fokozása, illetve a növekedési ráta emelése, hanem egyszerûen a túlélési esély növelése idõleges szárazság esetén. A PEPC szubsztrátum iránti nagy affinitásának tulajdonítható az is, hogy míg a C3-as növényeknél a fotoszintézist normális körülmények között (megfelelõen erõs fényben) a CO_2 Rubisco általi megkötése korlátozza, addig a C4-es fajoknál a limitáló lépés a CO_2 diffúziója a levélbe (a mezofillumsejtek citoszoljáig).

A C4 típusú fotoszintézis sajátos ökológiai elõnye természetesen csakis a meleg éghajlatú övezetekre korlátozódik, hûvösebb és nedvesebb élõhelyeken viszont a C3-as növények jelentik az életképesebb alternatívát.

A magas karboxilációs hatékonyság a C4-es növényeknek fokozott versengési elõnyt biztosít meleg, erõsen napfényes és mérsékelten száraz élõhelyeken. Emellett nitrogénigényük is kisebb, mert Rubisco enzimfehérjéjük csak a nyalábhüvelyi sejtekre korlátozódik. Ellenben adaptatív hátrányuk, hogy hidegérzékenyek (az 5-7 °C alatti hõmérséklet károsan hat anyagcseréjükre), a szélességi fok és a tengerszint feletti magasság növekedésével, egyes fajok C3-as ökotípusaik által vannak jelen. Virágzásukat általában a hosszú éjszakák indukálják. Nem reagálnak a légkör szén-dioxid és oxigén tartalmának növekedésére, szerves anyagaik pedig a C3-as növényekhez viszonyítva nagyobb mennyiségben tartalmazzák a 13-as szénizotópot.

A C3–C4 intermedierek fotoszintézise

A növények fotoszintetikus anyagcsereútjai régóta ismertek, de



69. ábra. A C3-C4 intermedier növények levelének részleges koszorúbélyegei és a nyalábhüvelyi sejtek szerkezeti sajátosságai

csak nemrég fedezték fel, hogy néhány hajtásos növényfajnál, melyek között nincs szoros törzsfejlõdési kapcsolat, és amelyek közös jellemzõje, hogy a viszonylag meleg szubtrópusi környezethez

alkalmazkodtak, a CO_2 asszimilációjának egy sajátos stratégiája érvényesül. Köztes jellegeket mutat a szén-dioxidot három szénatomos primér szerves termékbe (C3) építõ növények és azon fajok között, melyek elsõ fotoszintetikus terméke négy szénatomos molekula (C4).

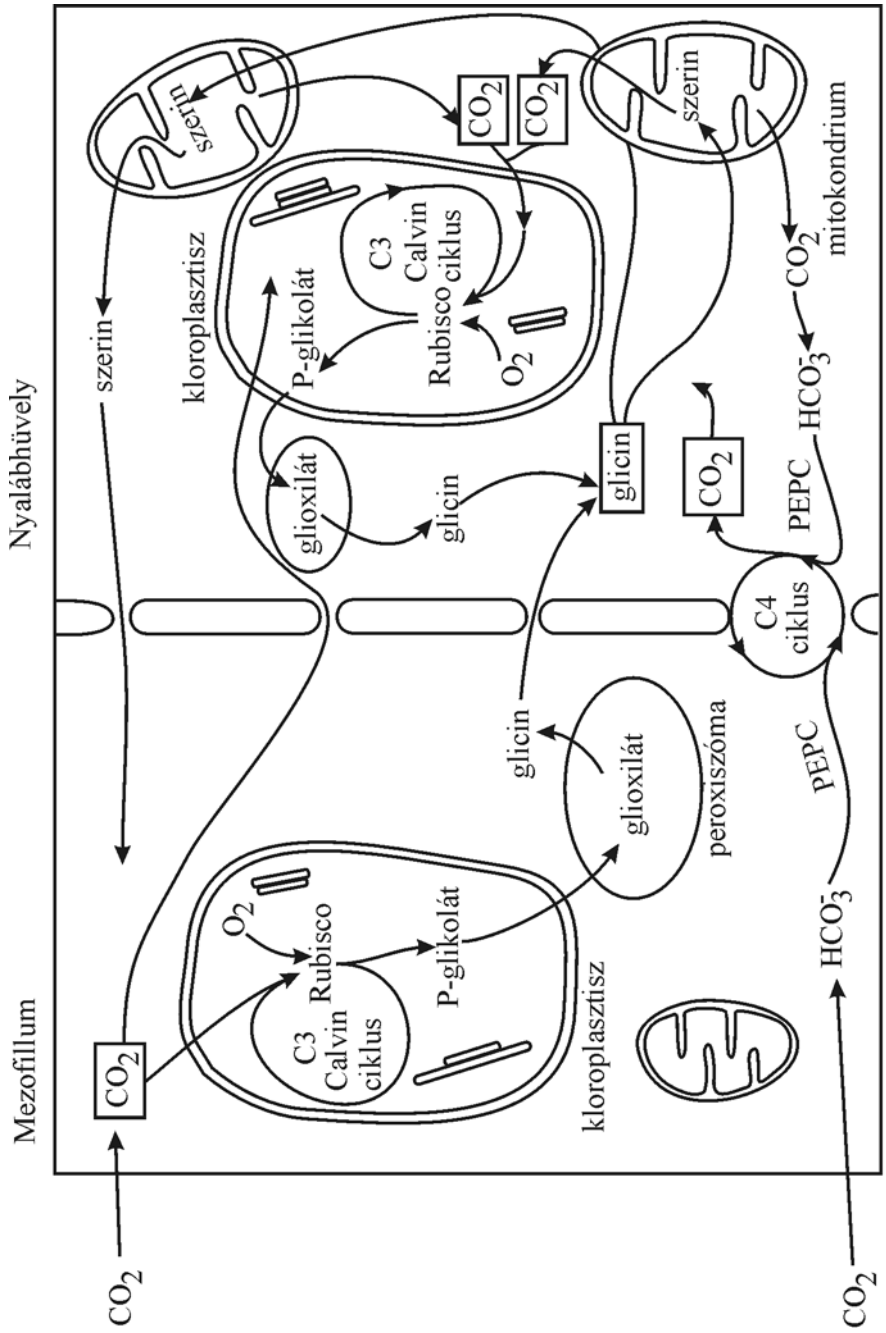
A légköri O_2-koncentráció mellett mérve, a C3-as növényeknél a CO_2 kompenzációs pont értéke 4 és 5,5 kPa CO_2 közötti, míg a C4-es fajoknál 0 és 0,5 kPa CO_2 között változhat. A C3-as és C4-es fotoszintézisû növények ilyen alapon történõ azonosítását célzó mérések során elõször 1974-ben jeleztek egy olyan növényt (a *Mollugo verticillata*-t), melynél a CO_2 kompenzációs pont 0,5 kPa-nál jelentõsen nagyobb, de 4 kPa-nál sokkal kisebb. Azóta hat zárvatermõ növénycsalád (*Asteraceae, Brassicaceae, Amaranthaceae, Aizoaceae, Poaceae, Cyperaceae*) 8 génuszába tarozó 25 fajról derült ki, hogy CO_2 kompenzációs pontjuk 0,8 és 3 kPa CO_2 között van, tehát fénylégzésük sokkal korlátozottabb, mint a C3-as növényeké, de a C4-es fajokkal ellentétben mindig jól mérhetõ értékeket mutat. Ezért ezeket a köztes fotoszintézis-típusú növényeket **C3–C4 intermediereknek** nevezték el. A C3–C4 intermedier fajokat magukba foglaló 8 génusz mindegyike tartalmaz C3-as fajokat, és többségükben a C4-es fajok is fellelhetõk (*Flaveria, Panicum, Alternanthera, Moricandria, Parthenium* stb.).

A meleg és erõs napfényben bõvelkedõ környezeti viszonyokhoz való élettani alkalmazkodásnak sajátos szerkezeti alapja alakult ki és rögzült örökletesen a C3–C4 intermedier fajok esetében, így a levélkeresztmetszet mikroszkópos vizsgálata útján is azonosítani lehet ezeket a növényeket. A C3–C4 intermedier fajok levélszerkezete **részleges koszorúbélyegeket** mutat (69. ábra).

A levélereket klorenchimatikus nyalábhüvelyi sejtek övezik, de ezek körül a mezofillumsejtek nem alkotnak koncentrikus gyûrût, hanem a C3-as fajok leveleihez hasonló térbeli elrendezõdést mutatnak, a Kranz-anatómia hiányos formában mutatkozik. Valószínûleg ez az egyik oka annak, hogy a nyalábhüvelyi sejtekben nem koncentrálódik olyan nagy mennyiségû CO_2 a Rubisco körül, hogy ez teljesen gátat szabhasson a fénylégzésnek.

Elektronmikroszkópos vizsgálatok során az figyelhetõ meg, hogy az összes C3–C4 intermedier faj leveleiben a nyalábhüvelyparenchima sejtjei nagyon gazdagok sejtorganellumokban, melyek többsége, a sejtmaggal együtt, a sejteknek a levélér szállítószöveti elemei felé nézõ

pólusán tömörül. A szállítóelemekkel érintkezõ vékony, cellulóztartalmú sejtfal hullámosabb lefutású és kevesebb plazmodezmoszt tartalmaz, mint a többi sejtfalrész, az 1-2 vakuólum pedig a sejtek külsõ, mezofillum



70. ábra. A C3–C4 intermedierek levelében zajló fotoszintetikus és fénylégzési anyagcsere vázlata

felõli felében helyezkedik el, citoplazmával körülhatárolva. Sajátos sejttani bélyege a C3–C4 intermedierek nyalábhüvelyi sejtjeinek az, hogy a levélér felõli póluson (centripetálisan) nagyon sok (több száz vagy akár ezer) mitokondrium tömörül, közöttük pedig állandóan jelen van néhány nagyobb átmérõjû (0,5-2 mm) peroxiszóma is. Az egységnyi sejtterületre vonatkoztatott mitokondriumok és peroxiszómák száma a nyalábhüvelyben 4-szer nagyobb, mint a mezofillumban. A kloroplasztiszok, peroxiszómák és mitokondriumok szabályos elrendezõdése és egymással való térberli viszonya a fénylégzés anyagcseréjében való közremûködés sajátos megnyilvánulásához biztosít szerkezeti alapot.

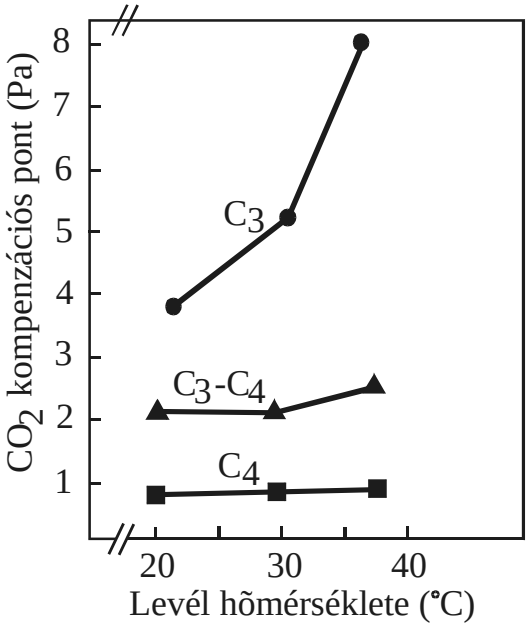
A szállítószöveti elemekkel szomszédos sejtfal mentén összegyûlt **nagyszámú**, de kisméretû **mitokondriumot kívülrõl** teljesen **körülveszik a kloroplasztiszok**, melyek szintén kisebbek a színtestek átlagos méreténél (1-2 mm hosszúak), gránumokat tartalmaznak, és kisebb-nagyobb keményítõszemcsék gyûlhetnek fel bennük. Az a tény, hogy a C3–C4 intermedier fajok nyalábhüvelyi sejtjeiben a kloroplasztiszok kívülrõl szabályosan befedik a mitokondriumokat tartalmazó belsõ sejtpólust, azt jelzi, hogy a mitokondriumokból felszabaduló CO_2-nak kötelezõ módon át kell haladnia a kloroplasztiszok övezetén a levélbõl való kiáramlás elõtt (kifele haladásának kezdetén). Ez lehetõvé teszi, hogy a C3 típusú fajokhoz viszonyítva sokkal nagyobb mennyiségû CO_2 kötõdjék meg újra fény jelenlétében a kloroplasztiszokban, még mielõtt elhagyhatná a nyalábhüvely sejtjeit (70. ábra).

A mitokondriumok és a kloroplasztiszok ilyen irányú viszonya azonban csakis a C3–C4 intermedierek nyalábhüvelyi sejtjeiben van jelen, melyek az illetõ növények leveleiben levõ asszimiláló sejteknek csak kisebbik hányadát teszik ki, tehát ez önmagában nem magyarázza a CO_2 újrahasznosulásának 50 %-os javulását a C3 fajokhoz képest, mint ahogy ezt a gázcsere mérései kimutatták.

A C3 típusú növényekkel ellentétben, a C3–C4 intermedierek CO_2 kompenzációs pontja nagymértékben függ a fényerõsségtõl, ami abban nyilvánul meg, hogy meredeken csökken a fényerõsség növekedésével. Ugyanakkor viszont, a C3 fajokhoz hasonlóan a C3–C4 fajok nettó fotoszintézisére is gátló hatást gyakorol az O_2, bár az O_2-koncentráció változására adott válaszuk kétszakaszos és nem lineáris, ami arra utal, hogy a fénylégzést korlátozó mechanizmusok telítõdnek egy adott O_2-koncentráción, és így a CO_2 kompenzációs pont ettõl az

értéktõl kezdve erõsebben emelkedik.

A C3–C4 fajok fénylégzésének korlátozása nem a Rubisco oxigenáz mûködésének megszûntetésével, hanem a levélbõl felszabaduló fénylégzési CO_2 mennyiségének lecsökkentésével valósul



71. ábra. A CO_2 kompenzációs pont értéke a hõmérséklet függvényében C3, C4 és C3-C4 növényekben

meg. A mérési adatok azt igazolták, hogy a fénylégzés során **felszabaduló CO_2** mennyiségének C3 növények levelében átlagosan 50 %-a, C3–C4 intermedierekben pedig **75 %-a hasznosul újra** a fotoszintézisben. Mindkét CO_2-megkötõ enzim, a Rubisco és a PEPC egyaránt jelen van a C3–C4 intermedierek levelének mezofillumában és nyalábhüvelyében is. **Mindkét sejttípusban** mûködik a **Calvin-ciklus** és a **fénylégzés**, viszont a mezofillumsejtek mitokondriumaiban nem mûködik a glicin-dekarboxiláz katalitikus alegységének génje. Így a mezofillum fénylégzése során képzõdõ **glicin csak a nyalábhüvelyi sejtekbe átjutva tud dekarboxilálódni** ezek mitokondriumaiban.

Mivel a mezofillumban zajló fénylégzésbõl származó CO_2 is a nyalábhüvelyi sejtek belsõ pólusán tömörülõ mitokondriumokban szabadul fel, és innen a kloroplasztiszokba kerül, az itteni **Rubisco körül koncentrálódik a CO_2**, ami az enzim oxigenáz mûködésének és így a

fénylégzésnek a gátlását eredményezi. A nyalábhüvelyben történõ CO_2-felhalmozódásnak (mely CO_2 nagy része a glicinmolekulákkal jutott ide) az is kedvez, hogy a nyalábhüvelyi sejtek fala nehezen engedi át a gáznemû CO_2-ot. Ugyanakkor a mezofillumból glicin formájában elveszett szerves anyag nagy része valószínûleg a szerinmolekulák által tér vissza a nyalábhüvelybõl, habár a csupán részleges koszorúbélyegek miatt az anyagszállítás útja sokkal hosszabb, mint a C4-es növényeknél.

A hõmérséklettõl való függõség tekintetében a C3–C4 intermedierek fotoszintézise sokkal közelebb áll a C4-es növényekéhez, mint a C3 típusúakéhoz. Míg a C3 növényeknél a CO_2 kompenzációs pontja meredeken emelkedik a hõmérsékletnek 30 °C fölötti növekedésével (38-40 °C-ig, mely fölött irreverzibilis károsodás lép fel), addig ugyanilyen körülmények között a C3–C4 fajok e paramétere alig változik, és mindvégig majdnem ugyanolyan alacsony szintet mutat, mint a C4-es növényeké (71. ábra).

A C3 típusú fajokhoz viszonyított kisebb fénylégzési CO_2-veszteség fõ oka tehát a glicin-dekarboxiláz mûködésének egyenlõtlen megoszlása a mezofillum és a nyalábhüvely között. Ugyanakkor a legtöbb C3–C4 intermedier fajnál egyéb biokémiai sajátosságok is kimutathatók. Így például a C3-as fajokhoz viszonyítva az intermedierek alapvetõ **fénylégzési enzimeinek** (glikolát-oxidáz, kataláz, NADH-hidroxipiruvát-reduktáz és glicerin-kináz) **mûködése** (30-40 %-kal) **alacsonyabb** szintet mutat, akárcsak az aminotranszferázoké is, de 2-7-szer erõsebb a PEP-karboxiláz és a piruvát-ortofoszfát-dikináz aktivitásuk. Továbbá, a legtöbb C3–C4 intermediernél **részleges C4-típusú fotoszintézis** is zajlik (Hatch-Slack ciklussal), habár ennek enzimei nem kompartmentálódnak a C4-es növényekre jellemzõ módon, és sokkal alacsonyabb szinten mûködnek, az intermedierek mezofillumsejtjeiben pedig a bejutó CO_2 egy részét közvetlenül az itt levõ Rubisco köti meg. Mindezeket tekintetbe véve, a C3–C4 intermedierek nettó CO_2-asszimilációs rátáját (A) az

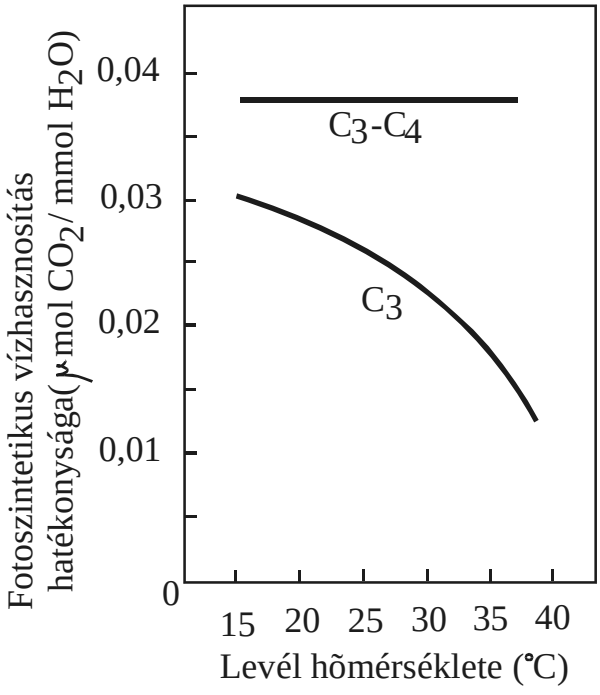
$$A = (Vm – Fm – Mm) + (Vhp – Fhp – Mhp)$$

összefüggés adja meg, ahol Vm és Vhp a Rubisco általi karboxiláció mértékét jelzi a mezofillum és a hüvelyparenchima szintjén, Fm és Fhp a Rubisco oxigenáz mûködésébõl adódó fénylégzési CO_2 felszabadítást jelöli a mezofillumban és a nyalábhüvelyben, Mm és Mhp pedig a fénylégzéssel nem társuló egyéb CO_2-termelõ folyamatok rátáját jelenti

a mezofillumban és a nyalábhüvelyben.

A C3–C4 intermedierek másik biokémiai sajátossága, hogy a klorofill *a/b* arányuk nagyobb a C3-as fajokénál és kisebb a C4-es növényekénél, és a számukra természetes jó megvilágítási körülmények között ezen arány átlagértéke 3,25 (a C3-asok 2,75-ös és a C4-esek 3,50-es átlagértékû klorofill *a/b* arányt mutatnak). Ez összefüggésben lehet a C3–C4 intermedierek C3-as növényekénél nagyobb, de a C4-eseknél kisebb fényenergia igényével.

A növényi szárazanyag szénizotópjainak mennyiségi elemzése jól bevált módszere a fotoszintetikus anyagcsere modern kutatásának, ugyanis a $^{13}CO_2$ és a $^{12}CO_2$ más-más mértékben hatol át a gázcsere-nyílásokon és más-más mértékben használódik fel a karboxilációs enzimek által. Mivel a **PEP-karboxiláz kevésbé tesz különbséget** a $^{13}CO_2$ és a $^{12}CO_2$ megkötése között, **mint a Rubisco**, mely a $^{12}CO_2$-



72. ábra. A vízfelhasználás hatékonyságának változásai a levél hõmérsékletének függvényében a C3 és a C3–C4 intermedier típusú növényeknél

ot részesíti elõnyben, szárazanyaguk szénizotóp-összetétele alapján jól azonosíthatók a C3 és a C4 típusú növények. C3–C4 intermedierekben

a szénizotópok közti „válogatást” megszabja a mezofillum Rubisco-ja, mely a sztómákon átjutó légköri CO_2-ot kapja, a nyalábhüvelyi színtestekben levõ Rubisco, mely a glicinmolekulákba épülten ide átjövõ CO_2-ot, valamint azt használja fel, mely a C4-es típusú fotoszintézis négy szénatomos szerves savmolekuláinak dekarboxilációjakor szabadul fel. Tehát a kétféle sejt Rubisco-ja által felhasznált CO_2-forrás izotóp-összetétele eleve különbözik, ehhez pedig az is nagymértékben hozzájárul, hogy a nyalábhüvelyi sejtek fala nagyjából átjárhatatlan a gáznemû CO_2 számára (a sejtközötti járatok felõl). Így a C3–C4 intermedierek szénizotóp-diszkriminációja nagyon **hasonlít a C3-as fajokéhoz**, hiszen az össz-CO_2-nak csak egy kisebb része kötõdik meg elsõdlegesen a nyalábhüvelyben, az eltérések pedig függnek a nyalábhüvely parenchima CO_2-dal szembeni áteresztõ képességétõl, valamint a glicin és a C4 savak dekarboxilációjának a mértékétõl, közvetve pedig a mezofillum Rubisco-jának oxigenáz aktivitásának mértékétõl is, mely meghatározza a nyalábhüvelyben kötõdõ CO_2 mennyiségét. Mivel a CO_2 egy része kétszer is kötõdik a Rubisco által, az intermedierek szénizotóp-diszkriminációja esetenként elérheti és meghaladhatja a C3-as növényekre jellemzõ mértéket (30 ‰), elsõsorban az erõs fénylégzés körülményei között, mint amilyen a 30 ^{o}C-nál magasabb hõmérséklet és a nagyon alacsony CO_2-koncentráció.

A C3–C4 intermedier növények élõhelyének közös vonása a légkör **magas hõmérséklete**, ami a vízgazdálkodást is befolyásolja (72. ábra). Ezek a többnyire ruderális fajok aránylag gyorsan nõnek, fokozott a biomassza gyarapodásuk, és nem mutatják a szárazságtûrés és/vagy a tápanyaghiány-stresszel szembeni ellenállás jeleit.

Mivel a fénylégzés sokkal nagyobb mértékben fokozódik a hõmérséklet 30 °C fölé történõ emelkedésével, mint a CO_2 asszimilációja, a meleg környezetben élõ C3-C4 intermediereknek magasabb fotoszintetikus hatékonyságot kell biztosítani magas légköri hõmérsékleten. Ennek leggazdaságosabb módja a fénylégzéskor felszabaduló CO_2 jelentõs hányadának az újrahasznosítása a nyalábhüvelyi sejtekben, ami által az intermedier fajok fotoszintetikus rátája 35 °C-on és alacsony légköri CO_2-koncentráció mellett átlagosan 30 %-kal nagyobb, mint a C3-as fajoké ugyanilyen körülmények között. Ha ugyanezt a fotoszintetikus hatékonyságot a növény a fotorespirációs

éjszaka. Ezt a magasabb éjszakai CO_2-koncentrációt használják ki a CAM típusú víziharasztok, melyek nem a szárazság, hanem a napi CO_2-tartalom változásainak függvényében szelektálódtak a CO_2-ban nagyon szegény élõhelyeken (hegyvidéki és sarkvidékhez közeli, jól megvilágított sekély édesvizekben). A szárazföldi CAM növényektõl eltérõen, a víziek sztómái hiányoznak vagy nem mûködnek, így a CO_2-felvétel mértéke csak a vízben lévõ CO_2 mennyiségtõl függ. Amikor az oligotróf állóvíz kezd kiszáradni, a levelek levegõbe kerülõ felsõ része elveszíti CAM jellegét és a C3-as módon fotoszintetizál.

A fotoszintetikus keményítõképzõdés és szabályozása

A Calvin-ciklus triózfoszfát fölöslegébõl egyaránt képzõdhet keményítõ (a kloroplasztisz sztrómájában), szacharóz (a citoszólban), vagy ritkábban fruktózpolimer (pl. az inulin). A plasztiszban történõ keményítõszintézis és a citoszolikus szacharózképzõdés egymással versengõ folyamatok, és gyorsan növekedõ növényeknél általában az utóbbi van túlsúlyban. A keményítõ és a szacharóz képzõdésének útjai néhány közös lépést foglalnak magukba. A **keményítõ- és szacharózszintézis** egyensúlyának szabályozásában döntõ szerepe van a **szervetlen ortofoszfát és a triózfoszfátok** relatív koncentrációjának a **citoszolban és a kloroplasztiszban**. Amikor a citoszolban magas a foszfátkoncentráció, akkor a kloroplasztiszból jelentõs mennyiségû triózfoszfát szállítódik ki a citoszolba az ortofoszfát cseréjében, így mérséklõdik a plasztisz keményítõszintézise és fokozódik a szacharózképzõdés a citoszolban (76. ábra). A kloroplasztiszban a cukorképzõdésen kívül cukorbontás (glikolízis, oxidatív pentózfoszfát út, citrátkör) és sok más anyagcsere folyamat is történik, de ezek nem a fotoszintézishez, hanem a légzési anyagcseréhez, a szekunder metabolizmushoz stb. tartoznak.

A fotoszintetikus készülék evolúciója az élet megjelenése óta

A bioenergetikai folyamatok megnyilvánulási formáinak tanulmányozása, ami magába foglalja a fotoszintézis, aerob légzés és erjedés molekuláris szintû vizsgálatát, alapvetõ fontossággal bír a földi élet lényegének megértésében. Ilyen tekintetben a fotoszintézis biokémiája és az élõvilág eredete közti kapcsolat központi kérdése az élet kialakulásáról és evolúciójáról alkotott tudományos nézetünknek.

Az élet eredetére vonatkozó két alapvetõ elmélet egyben a fotoszintézis evolúciójára is érvényes. Az egyiket Oparin, Haldane és Urey dolgozta ki és az élet eredetének heterotróf elméletének nevezzük, mely szerint a fotoszintézis az élõvilág evolúciójának egy késõbbi szakaszában jelent meg, az eredeti heterotróf anyagcsere végtermékeitõl (pl. aminosavaktól és zsírsavaktól) visszafele haladva a szén-dioxid és a nitrogén megkötése irányába. A másik elmélet szerint, mely Garnick nevéhez fûzõdik és jelenleg a szakemberek egyre nagyobb többsége helyezi elõtérbe, a Földön az élet nem „szerves levesben", hanem vízben jelent meg, ahol a szén- és nitrogénforrás a légkörbõl származott. Ezt az elméletet egyre több mikropaleontológiai bizonyíték támasztja alá, és úgy tûnik, hogy az elsõ prokarióták, melyek kb. 3,5 milliárd évvel ezelõtt éltek, autotróf, fotoszintetizáló lények voltak, mint amilyeneket a sztromatolit kövületekbõl ismerünk. A sztromatolitokban levõk sok tekintetben hasonlóak voltak a mai cianobaktériumokhoz.

Garnick szerint a biológiai anyagcsereutak megismételik evolúciójuk lépéseit, így az élet kezdeteinek memóriáját õrzik. Az **élet autotróf eredet**ének elmélete alapján a „preprotoplazma" elsõ szervezõdési formája (a protobionta) nukleinsavban rögzített újraképzõdési kóddal rendelkezõ primitív energiaátalakító rendszer volt, mely önfenntartásáért véghez tudta vinni a fotoszintézis és a légzés elemi folyamatait. Ez a rendszer közönséges ásványi anyagokat használhatott fel, tekintve, hogy a fémionokat tartalmazó ásványi anyagok koordinációs központokként és katalizátorokként egyaránt képesek mûködni számos vegyi reakcióban. Ezen egységek körül alakulhattak ki a szerves molekulák, melyek fokozatosan egyre bonyolultabb rendszerekbe szervezõdtek, és egymástól való függõségük, tehát integrációjuk egyre növekedett az évmilliók során.

A bioszintetikus anyagcsereutak a szén-dioxid megkötésével kezdõdtek és fokozatosan fejlõdtek tovább, így a jelenlegi szén-asszimilációs reakciósor utolsó lépései alakultak ki a legkésõbben. Ezt támasztja alá az a kísérleti eredmény, mely szerint Fe^{2+} ionok oldatának CO_2 atmoszférába (1 atm nyomáson) történõ, nagy hullámhosszú ultraibolya sugarakkal való besugárzása során a CO_2 1%-ából oxálsav és hangyasav képzõdik. Hasonló eredmények nyerhetõk, ha Fe^{2+} oldat helyett vastartalmú agyagrészecskéket használunk. A szerves molekulák képzõdése CO_2-ból, fényenergia által hajtott Fe-redoxciklushoz (elektrontovábbításhoz) kapcsoltan, gyakorlatilag a fotoszintézis

fényszakaszának és szénasszimilációjának a primitív formában való megjelenését jelentette. Valószínû, hogy a **fotoautotróf metabolizmus eredete** szorosan kapcsolódik a replikálódó agyagrészecskékhez, az átmeneti fémek ionjaihoz és a Nap ultraibolya sugarainak energiájához, ami nélkül nem történhetett meg a szén-dioxid és a nitrogén beépülése szerves vegyületekbe.

A fotoszintetikus anyagcsere kialakulásának négy szakasza különíthetõ el. Az elsõ szakaszban történt meg a CO_2-nak **vasionok** által katalizált fixációja oxálsavba és hangyasavba, az **UV sugarak** energiájának felhasználásával. Az oxálsav további redukciójával glioxalát keletkezhetett, majd ebbõl egyéb szerves savak is létrejöttek, mint például a glicerinsav. Ebben a szakaszban a kromofór (fényenergiát felfogó és továbbító kémiai anyag) és az elektrondonor a Fe^{2+} volt, tehát egyszerû szervetlen formában volt jelen. A második szakaszban a bioszintetikus rendszerbe belépett a kén, így tioészterek, diszulfidok, valamint ferredoxinnal analóg Fe_2S_2 és Fe_4S_4 központok keletkeztek. A redukált ferredoxin-analógok és a tioészterek segítségével kialakulhatott egyfajta reduktív citrátciklus, az acetil-tioészteréknek kinonokká és egyéb poliketidekké (acetogeninekké) való polimerizációja pedig az elsõ **szerves kromofórok** kialakulásához vezetett, amelyek már nem az UV sugárzás, hanem a kék fény energiáját nyelték el és továbbították. Ebben a stádiumban a fõ fotokémiai reakciókat a tioészterek és a ferredoxinok redukciója képviselte. A Fe^{2+} ion már nem önálló kromofór, hanem vas-kinon komplexbe és ferredoxin központokba épülten az elektronszállításban vesz részt, a fõ **elektrondonorok**at a ferro- és szulfid ionok képviselik.

A harmadik szakaszban a nitrogén is belépett a fotoszintetikus rendszerbe. Ez azáltal vált lehetségessé, hogy a molibdéntartalmú ferredoxin-analógok (õsi nitrogenáz) fotokémiai redukcióját követõen a N_2 ammóniává redukálódott. Ekkor vált lehetségessé az aminosavak bioszintézise a citrátkör vegyületeibõl kiindulva, ami után megtörténhetett a pirrol, a flavin, a nikotinamid, a fikobilinek (lineáris tetrapirrolok), a hem és a klorofill kialakulása. Így a kromofórok, melyek a fényenergia felhasználásával fenn tudták tartani az elektrontovábbítást a vas-kinon komplexeken és a ferredoxin-analógokon keresztül, változatosabbá váltak. Ugyanakkor az elektronszállító rendszer hem típusú vegyületekkel (citokrómokkal) bõvült. Az aminosav-tioészterek polikondenzációjával létrejöttek a polipeptid alapú **membránok** (a

tilakoidok õsei) és a valódi ferredoxinok (Fe-S központokat tartalmazó fehérjék). Az alapvetõ elektrondonorok a ferro- és szulfid ionok maradtak. A negyedik szakaszban megtörtént a foszfor belépése az asszimilációs rendszerbe, ami a foszfolipidek (a sejthártyák szerkezeti alapvázát kialakító és szelektivitását meghatározó molekulák) és a nukleotidok (foszforilált nukleozidok) kialakulásához vezetett. A foszfolipidek fokozatosan helyettesítették a szulfolipideket a lipoprotein membránokban, a peptidek pedig sajátos membránfunkciót betöltõ fehérjékké (pl. protonpumpává) fejlõdtek. A nukleotidok nagy energiájú (makroergikus) kovalens **foszfátkötés**eik által energiatároló molekulákat hoztak létre, mint amilyen az ATP.

A fotoszintézis az UV sugarak energiájával kezdõdött, majd folytatódott a kék fénnyel, ezután a sárgával és végül a vörös fény felhasználása felé fejlõdött. Mindez annak tulajdonítható, hogy a napsugárzást elnyelõ kromofórok a vasionoktól kiindulva a kinonok és a diszulfidok által, majd a flavinokon, porfobilinogénen és protoporfirineken keresztül a klorofillokig fejlõdtek tovább. Ezzel párhuzamosan a fotoszintetikus elektrontranszport lánc is fejlõdött a Fe^{2+} ionoktól a Fe_2S_2 és Fe_4S_4 tartalmú központokon keresztül a hemcsoportokig, melyek fõleg a citokrómokban vannak jelen.

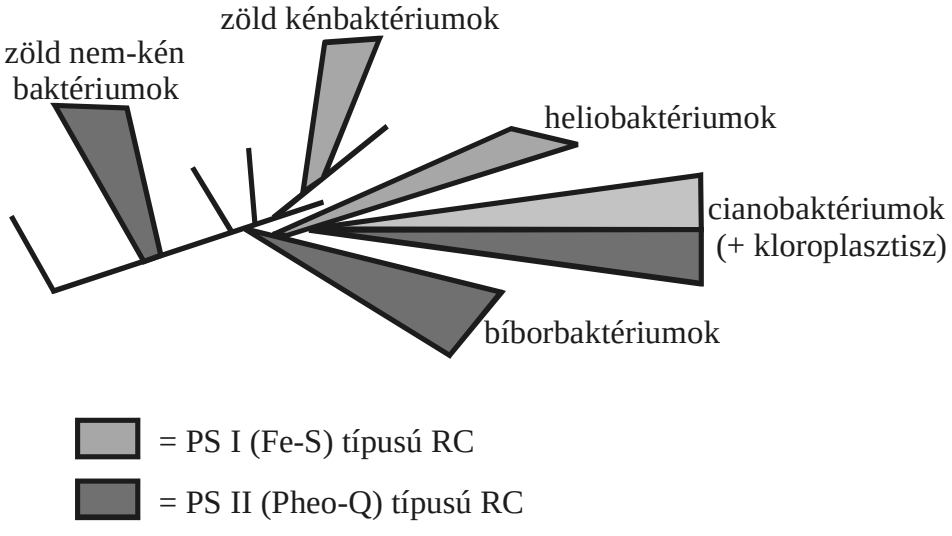
Az autotróf elmélet szerint az élet és a fotoszintézis a **földfelszín meleg forrásaiban és állóvizeiben** jelent meg, ahol a vízben viszonylag nagy mennyiségben volt jelen Fe, Mo, Zn, Cu, Mg, Al és Si, valamint néhány gáznemû anyag, mint a CO_2, N_2 és H_2S. Miután a szulfidok kicsapódtak, a fölöslegben levõ Fe^{2+}, magnézium és szilikát ionok vasban gazdag agyagrészecskéket alkottak, melyek szintjén megtörténhetett a CO_2 megkötése oxálsavvá és egyéb szerves savakká, melyek képesek voltak katalizálni a további anyagképzõdést, amit a környezõ szubsztrátumokból való kénvegyületek, nitrogén és foszfátok beépülése követett. Mindezek a korai evolúciós események elvezettek azon szupramolekuláris szerkezetek kialakulásához, amelyek a fotoszintézis útján a napfény energiája által fenntartják az életmûködéseket a halobaktériumok, a bíborbaktériumok, a zöldbaktériumok, a heliobaktériumok, a cianobaktériumok és a növények fejlõdési vonalain. A fotoszintézis tehát legalább 3,5 milliárd éve létezik és evolúciójának leghosszabb szakaszában anoxibiotikus (oxigéntermelés nélküli) volt.

A jelenlegi fotoautotróf szervezeteknél **kétféle fotokémiai**

rendszer, illetve kétféle fotoszintetikus reakciócentrum-komplex ismeretes. Az **egyik** típus **feofitint és kinonpárt** tartalmaz elektron-akceptorokként, a **másik** pedig **vas-kén központokat** (ferredoxinokat). Minden klorofillalapú fotoszintetikus szerkezet tartalmaz egy fénybegyûjtõ antennarendszert, mely a felfogott sugárzó energiát továbbadja egy reakciócentrumnak, ez pedig a fényenergiát kémiai energiává alakítja. Ez alól az élõvilágban egyetlen kivétel van a **halobaktériumoknál**, ahol egy retináltartalmú fehérje (a **bakterio-rodopszin**) a fény általi gerjesztés hatására közvetlenül pumpál át protonokat a plazmamembránon. Ezeknek az archebaktériumoknak a fotoszintetikus készüléke nem tartalmaz elkülönült antennapigmenteket és reakciócentrumokat, nem végez elektronszállítást és egy teljesen önálló evolúciós vonalat képvisel, mely a törzsfejlõdés nagyon korai szakaszában szétválhatott a fotoszintetizáló eubaktériumoknál és a növényi kloroplasztiszoknál ismert fényfelhasználási mechanizmusoktól. Izotópos mérésekkel a 3,5 milliárd évvel ezelõtti autotróf CO_2 fixációt a fosszilis sztromatolitoknál mutatták ki, melyekrõl azt feltételezik, hogy fotoszintézis során molekuláris oxigént termeltek. A sztromatolitokhoz a jelenlegi élõlények közül a *Chloroflexus aurantiacus* fajhoz tartozó fonalas zöldbaktériumok hasonlítanak a legjobban, habár ez utóbbiak fotoszintézise anoxibiotikus. Az oxigéntermelõ fotoszintézist végzõ mai élõlények közül a legegyszerûbbek a cianobaktériumok, melyek a növényi kloroplasztiszok funkcionális megfelelõi. A fotoszintézis szempontjából a cianobaktériumok sokkal közelebb állnak a zöld növényekhez, mint a többi fotoautotróf baktériumokhoz, ami valószínûleg annak tulajdonítható, hogy megjelenésükig a fotoszintetizáló rendszerek alapvetõ evolúciós változásai már megtörténtek.

A fotoszintetikus funkció hatékonyságának növelése és stabilizálódása szempontjából döntõ fontossággal a fotokémiai rendszerek reakciócentrum-komplexumai rendelkeznek. Az elsõdleges elektrontovábbítási lépés (a töltés-szétválás iniciációja) és a kezdeti másodlagos reakciók, melyek stabilizálják a fotokémiai termékeket, mind a reakciócentrum együttesében történnek. Ahhoz viszont, hogy a reakciócentrum újra meg újra mûködõképes legyen az szükséges, hogy valamilyen mechanizmus eltávolítsa az elektronokat a redukált akceptorról és helyettesítse õket az oxidált donor szintjén. Ez körfolyamattal valósítható meg, amelyben a redukált akceptor szállítók sorozatán át visszajuttatja elektronját az oxidált donorhoz. Az energia konzerválása úgy érhetõ el, ha ehhez az elektronáramláshoz a

fotokémiai reakciókat végzõ membránon keresztül történõ protontranszlokáció kapcsolódik. Másik lehetõségként fény által hajtott nem ciklikus elektrontranszport is történhet, amikor egy szabadon rendelkezésre álló alapanyag oxidálódik, egy másik pedig redukálódik. Mindkét **elektronáramlási út** megtalálható a fotoszintetizáló szervezetek világában: anoxibiotikus ciklikus elektrontranszport van jelen a bíborbaktériumoknál és a fonalas zöldbaktériumoknál, melyek aciklikus transzportra is képesek, az oxibiotikus lineáris elektronszállítás



77. ábra. A fotoszintetizáló szervezetek evolúciós törzsfája a 16S rRNS elemzése alapján

pedig a cianobaktériumoknál és az összes növény kloroplasztiszaiban megtalálható, és ezek bizonyos körülmények között ciklikus elektrontranszportra is képesek, mind az egyes, mind pedig a kettes fotokémiai rendszer körül. Valószínûnek tûnik, hogy minden klorofillalapú fotoszintetizáló rendszer egyazon **közös õsbõl** származik. Az anoxibiotikus fotoszintézist végzõ szervezetek mind prokarióták, és Woese által 1987-ben bevezetett rendszerezés szerint, mely az egyes fajok képviselõiben levõ 16S típusú riboszómális RNS-ek nukleotid-szekvenciájában jelentkezõ hasonlóság mértékén alapul, a fotoszintetikus képesség jelen volt minden bakteriális fejlõdési vonal õsi képviselõiben, majd egyes csoportok utólag elvesztették ezt a képességüket. Jelenleg 5 eubaktérium törzs tartalmaz fotoszintetizáló képviselõket: a bíborbaktériumok (kén- és nem-kén baktériumokkal

egyaránt), a zöld kénbaktériumok, a fonalas zöldbaktériumok (melyeket egyesek zöld nem-kén baktériumoknak is neveznek), a Gram-pozitív baktériumok és a cianobaktériumok. A cianobaktériumok magukba foglalják az eukarióta növényi sejtekben levõ kloroplasztiszokat is, tekintve, hogy ezek a sejtszervecskék cianobaktérium típusú endoszimbionta prokariótákból származhatnak.

A bíborbaktériumok fotoszintetikus reakciócentruma a növények kettes fotokémiai rendszeréhez hasonló (csakhogy nem kapcsolódik hozzá vízbontó komplex), feofitint és fémionnal (leggyakrabban vasionnal) társuló két kinont tartalmaz elektronakceptorokként. Minden feofitin- és kinontartalmú reakciócentrum fehérjeösszetétele nagyon hasonló, ami közös eredetre utal. Ugyanilyen erõs hasonlóság mutatható ki a zöld kénbaktériumok és a heliobaktériumok reakciócentruma, valamint a cianobaktériumok és a kloroplasztiszok 1-es fotokémiai rendszerének membránhoz kötött Fe-S típusú elektronakceptorokat tartalmazó reakciócentruma között. A 16S rRNS nukleotidsorrendjének alapján a következõ evolúciós törzsfa állítható fel a fotoszintetizáló élõlénycsoportok számára (77. ábra).

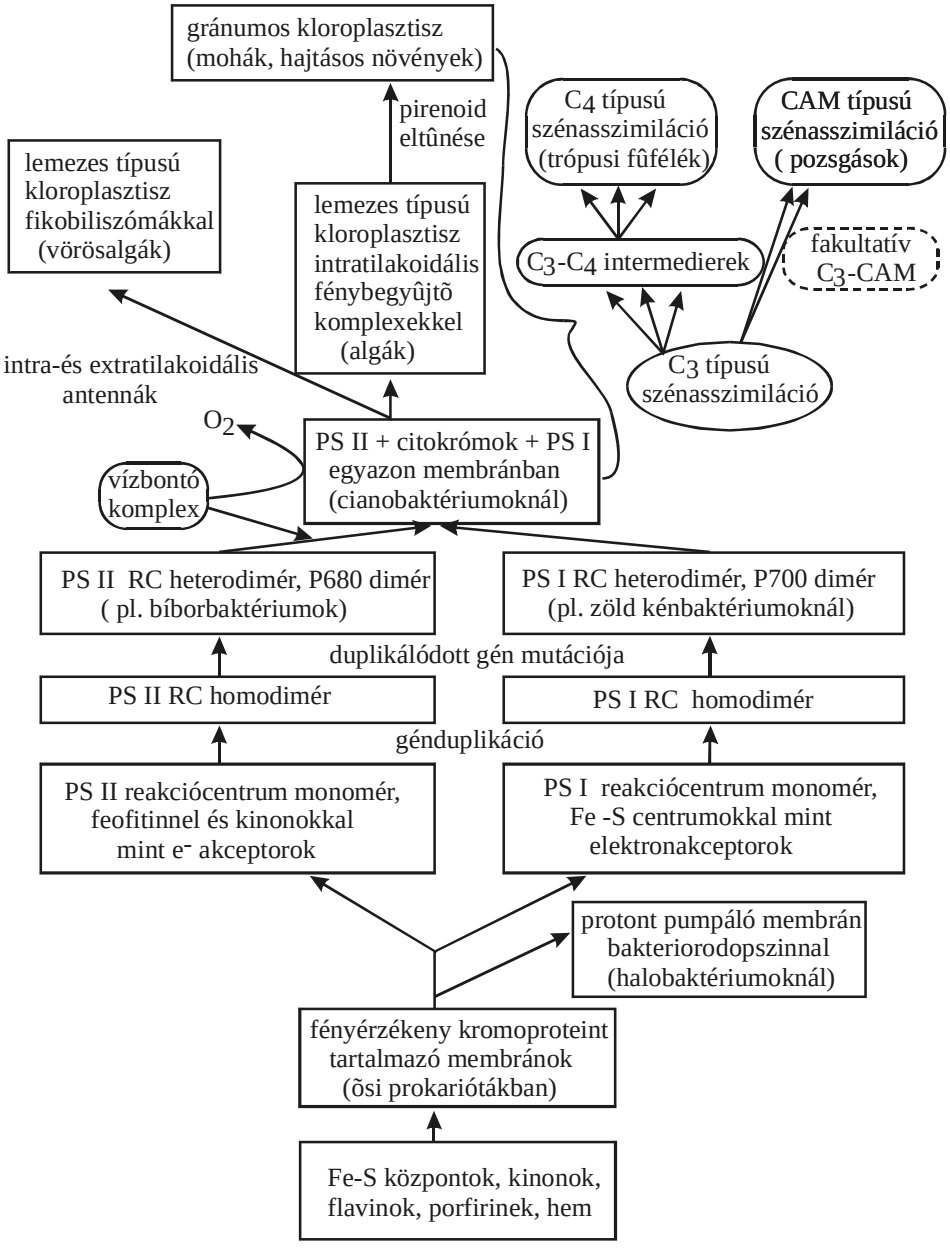
Létezik egy fonalas zöldbaktérium, a *Chloroflexus aurantiacus*, melynek sajátosságai kimerikus, hibrideredetre engednek következtetni. A 16S rRNS alapján a fotoszintetikus eubaktériumok közül a legkorábban különváló evolúciós utat képviseli, és különös tulajdonságai közé tartozik egy egyedülálló szén-dioxid fixációs anyagcsereút (sem Calvin-ciklus, sem fordított trikarbonsav-ciklus), különös lipid és karotenoid molekulák jelenléte a fotoszintetikus plazmamembránban, a szolubilis c-citokróm hiánya, egy különös aminosavtermelõ metabolizmus és egy olyan sejtfalszerkezet, ami nem jellemzõ a többi gram-negatív prokariótára. A legtöbb szakember azt állítja, hogy ez a baktérium oldalirányú géntranszfer által jutott fotoszintetizáló képességhez, a többi fotoautotróf eubaktériumtól eltérõen.

Az evolúció legnyilvánvalóbb jelei a fotoszintetikus reakció-centrumok fehérjéinek szerkezetében lelhetõk fel. Az eredeti reakciócentrum egy polipeptid monomer volt, mely az idõk során dimerizálódott, majd két példánya közül az egyik, génjének mutációja során, megváltozott. Így a monomer formából elõbb homodimer reakciócentrum alakult ki, majd ebbõl létrejött, génduplikációt követõ mutáció miatti divergens génképzõdés útján, a heterodimer reakciócentrum, mely az összes mai fotoszintetizáló rendszerben megtalálható. Valószínû, hogy a monomer reakciócentrum fehérje,

egyetlen reakciócentrum-klorofill molekulával, kevésbé volt hatékony a fényenergia átalakításában, ezért az egyes fejlõdési vonalakon véletlenszerûen kialakult homodimer változat, mely egyben pigmentmolekula dimert is tartalmazott a primer töltésszétválás székhelyéül, jobban mûködött és így evolúciós elõnyt jelentett. Ez még mindig egyetlen kódoló géntípust igényelt. A fotoszintetikus energiaátalakítás még hatékonyabbá és stabilabbá, illetve pontosabban szabályozhatóvá vált, amikor, szintén véletlenszerûen, klorofilldimert kapcsoló heterodimer polipeptidpár alakult ki a reakciócentrumban. Ez úgy történhetett, hogy az eredeti fehérjemolekulát kódoló gén megkettõzõdött (duplikálódott hibás replikáció vagy egyenlõtlen crossing-over útján), az egyik példány megmaradt változatlanul, a másik pedig mutációt szenvedve megváltozott, vagyis a génduplikációt divergens evolúció követte.

A növények fotoszintetizáló színtesteiben levõ, oxigént termelõ (vízbontó), kétféle sorba kapcsolt fotokémiai rendszert tartalmazó készülék eredetének tekintetében valószínû, hogy az autotróf szervezetek evolúciója során kezdetben egyetlen típusú reakciócentrum létezett, majd ebbõl létrejött két különbözõ reakciócentrum, monomer formában. Az egyik feofitint és kinonokat, a másik pedig Fe-S központokat használt elektronakceptorokként. Ez a kétféle primitív reakciócentrum egymástól függetlenül homodimer, majd heterodimer állapotba került (génduplikációt követõ mutáció során), ami szelekciós elõnyt biztosított. Az anoxibiotikus eubaktériumok világában a kétféle fotokémiai rendszer sohasem társul egymással, egyes baktérium-taxonokban csak PS I, másokban pedig csak PS II típusú fotokémiai rendszer van jelen.

A cianobaktériumok fotoszintetikus készüléke úgy alakulhatott ki, hogy kétféle baktérium genetikai anyaga között fúziós kombináció következett be, és így került egymás mellé a feofitin-kinon tartalmú reakciócentrum és a ferredoxin tartalmú reakciócentrum. Az így létrejött kimérikus baktériumsejtben a kezdetben egymástól független kétféle fotokémiai rendszer egyirányú elektronszállítók lánca által, citokrómok közbeiktatódásával összekapcsolódott, a PS II-höz vízbontó elektron-pótló komplex társult, és az egész készülék egységes egészként kezdett mûködni. Ez olyan fontos szelekciós elõnyt jelentett aerob körülmények között, hogy elterjedt minden cianobaktériumban és a belõlük származtatható kloroplasztiszokban. Így az egész növényvilágban a kétféle fotokémiai rendszert egyazon tilakoidmembránban egymással



78. ábra. A fotoszintetikus készülék evolúciójának fõ lépései

sorba kapcsolt és vízbontó komplexet is viselõ fotoszintetikus készülék állandósult. A fotoszintetikus szerkezetek, melyek az eubaktériumok korai evolúciója során jelentek meg és fejlõdtek ki, megõrizték alapvetõ

molekuláris szervezõdésüket és mûködési jellemvonásaikat a napjainkig eltelt sok száz millió éven keresztül. Ez a fokozottan stabilizált szerkezet a fényszakasz fotokémiai hatékonyságának biztosításáért szükséges.

A növényvilág megjelenése óta a fényszakasz egyetlen lényeges evolúciós jelensége a fénybegyûjtõ pigment-protein komplexek változatosságának a kialakulása, az életterek változatos fény-viszonyaihoz való alkalmazkodás eredményeként. A vörösalgák, melyek önálló törzsfejlõdési vonalat képviselnek, rodoplasztiszaikban közvetlenül örökölték a cianobaktériumoktól nemcsak az intratilakoidális klorofill-karotenoid alapú pigmentantennákat, hanem az extratilakoidális fénybegyûjtõ antennakomplexeket is, fikobiliszómákba szervezõdött fikobiliproteinekkel. A növényvilág többi evolúciós vonalában a fikobiliszómák eltûntek (mert ezek a növények a mélyebb vizek helyett egyéb élettereket népesítettek be), és csak a kétféle fotokémiai rendszer köré rendezõdõ intratilakoidális fénybegyûjtõ komplexek maradtak fenn, az egyes rendszertani csoportokra jellemzõ pigmentösszetétellel.

A fotoszintetikus membránok alapvetõ szervezõdésében a növényvilág evolúciója során egyetlen jelentõsebb változás következett be, mely által tökéletesedett a fehérje-együttesek térbeli szervezõdése, mert egyes mohák és a szárazföldi élõhelyeket benépesítõ hajtásos növények kloroplasztiszaiban megjelentek a gránumok, így a belsõ membránrendszer egymással kontinuitásban levõ gránum- és sztrómatilakoid szakaszokra tagolódott, és ez egy hatékonyabb mûködési szerepmegosztás ultrastrukturális alapját képezte. Közben fölöslegessé váltak és eltûntek a pirenoidok (78. ábra).

A szénasszimilációs anyagcsereutak evolúciójának tekintetében itt annyit lehet megemlíteni, hogy az elsõ fotoszintetikus CO_2-fixációs és redukciós reakciósorozat a fordított citrátkör vagy reduktív trikarbonsav ciklus volt, mely jelenleg a zöld kénbaktériumoknál található meg, ATP és NADPH helyett redukált ferredoxint és acetil-tioésztereket igényel. Egy másik õsi szénasszimilációs anyagcsereút a reduktív dikarbonsav ciklus, mely csupán a fonalas zöldbaktériumokban maradt fenn napjainkig.

A reduktív pentózfoszfát ciklus vagy Calvin-ciklus késõbb jelent meg, az oxidatív pentózfoszfát ciklus (Horecker ciklus) megfordulásával, amikor kialakult a két sajátos, kulcsfontosságú enzime: a ribulóz-1,5-difoszfát karboxiláz/oxigenáz és a foszforibulokináz. A Calvin-ciklus önálló mûködésén alapuló C3 típusú szénasszimiláció fokozatosan elterjedt a bíborbaktériumoknál, a cianobaktériumoknál és a növények kloroplasztiszaiban. A késõbbi evolúciós események, melyeket a meleg

és a száraz környezeti körülményekhez való alkalmazkodás váltott ki a szárazföldi hajtásos növények különbözõ fejlõdési vonalaiban, a C4 típusú és a CAM típusú szénasszimilációs utak kialakulásához vezettek. Mindkettõ a C3 szénasszimilációból származik és megõrzi, térben vagy időben kompartmentáltan, a Calvin-ciklust, de ehhez egy kiegészítõ, túlélési esélyt növelõ CO_2-koncentráló anyagcsereút társul. A C3 és C4 típusú szénasszimilációval rendelkezõ hajtásos növények közötti evolúciós átmenetet a C3-C4 intermedier fajok képviselik, a CAM út környezeti körülményektõl függõ adaptív jellegét pedig a fakultatív CAM növények fotoszintézise: a C3-CAM átmeneti típus létezése tükrözi.

A fentieket összefoglalva összegezhetõ, hogy a Földön az élet meleg vízszemekben jelent meg, és az elsõ prokarióták, melyek kb. 3,5 milliárd évvel ezelõtt éltek, autotróf, fotoszintetizáló lények voltak, tehát a fotoszintézis megjelenése egybeesik az élet megjelenésével. Ezt támasztják alá például a sztromatolit kövületek által szolgáltatott adatok. Kezdetben a fotoszintetikus elektronszállítók a vasionban és egyéb átmeneti fémekben gazdag agyagrészecskék voltak, melyek a Nap ultraibolya sugárzásának energiájával CO_2-ból oxálsavat és hangyasavat szintetizáltak. A kénnek a redoxrendszerekbe való beépítésével létrejöttek a ferredoxinszerû Fe_2S_2 és Fe_4S_4 központok, az acetil-tioészterek polimerizációja pedig kinonokat eredményezett, melyek az elsõ szerves kromofórokként fõleg a kék fényt hasznosították. A nitrogén részvételével kibõvült a fényelnyelõ kromofórok köre és a hasznosítható fényskála eltolódott a nagyobb hullámhossz (a vörös fény) felé, miközben az elektronszállítók hemcsoportos vegyületekkel gazdagodtak. A foszfor belépésével létrejöttek a membránok foszfolipidjei és a makroergikus kötéseket tartalmazó nukleotidok.

A halobaktériumok fotoszintetizáló rendszere teljesen egyedi, fényenergia hatására protongradiens által közvetlenül ATP-t termel. A fotoautotróf eubaktériumok körében egymástól függetlenül kétféle reakciócentrum alakult ki: az egyik a PS II-nek felel meg, feofitin és kinon akceptorokkal, a másik a PS I elõfutára, ferredoxinokkal. Egyikhez sem társul vízbontó komplex, így a csupán egyféle fotokémiai rendszert tartalmazó baktériumok fotoszintézise anoxibiotikus, amelyben a végsõ elektrondonor nem a víz, hanem szulfid, ferroion vagy redukált szerves vegyület. Mindkét típusú reakciócentrum monomer fehérjeként jelent meg monomer klorofillal, majd génjének duplikációjával homodimerré fejlõdött, a megkettõzõdött gén egyik példánya pedig mutációval