

Fotosynteza jako forma biosyntezy

Bogactwo molekuł biologicznych przedstawionych w poprzednim rozdziale to efekt ich wytwarzania w komórkach w wyniku różnorodnych powiązanych ze sobą procesów chemicznych. Proces budowy prostych molekuł organicznych i tworzenia z nich cząsteczek złożonych w komórce nazywamy **biosyntezą**.

Fotosynteza to przykład biosyntezy: proces, w którym związki organiczne (cukry) są tworzone z materii nieorganicznej (dwutlenek węgla i woda). Po wytworzeniu, cząsteczki cukru mogą z kolei zostać wbudowane w strukturę komórki jako elementy bardziej skomplikowanych molekuł takich jak cukry złożone, białka czy tłuszcze. Biosynteza to również produkcja licznych szczególnych substancji, takich jak lignina (odpowiedzialna za zwartość struktury drewna) i pigmenty (nadające piękne barwy płatkom kwiatów, albo chlorofil w chloroplastach).

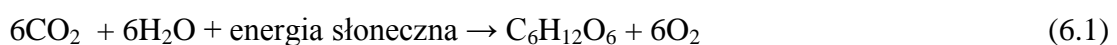
Istotną cechą wszystkich procesów biosyntezy jest konieczność dostarczenia energii. Reakcje chemiczne w komórkach przebiegają zwykle w kilku etapach, sekwencji powiązanych ze sobą reakcji chemicznych nazywanych **szlakiem metabolicznym**. Każda reakcja jest katalizowana przez specyficzny enzym, a produkt jednej reakcji staje się substratem kolejnej. Energia w formie ATP jest zwykle potrzebna do każdej reakcji; w przypadku fotosyntezy rzecz jest jeszcze bardziej skomplikowana. Szlak metaboliczny składa się tu z dwóch oddzielnych etapów: **faza jasna** (określana jako faza przemiany energii), w której światło jest absorbowane, a jego energia jest zamieniana na energię wiązań chemicznych (ATP), a jako produkt uboczny wydzielany jest tlen, oraz **faza ciemna** (określana jako faza przemiany substancji), w której energia wiązań chemicznych, związków powstałych w fazie świetlnej, jest wykorzystywana do syntezy związków organicznych – glukozy z wody i dwutlenku węgla.

Nie ma więc bezpośredniego związku pomiędzy energią słoneczną i reakcjami chemicznymi wiążącymi dwutlenek węgla z wodą; cząsteczki ATP odgrywają rolę substancji pośredniczącej. ATP to niejako nośnik energii; zamiana ADP w ATP to gromadzenie energii, w tym przypadku pochodzącej ze Słońca, którą można następnie wydatkować na procesy wymagające nakładu energii.

Na początek przyjrzymy się więc, jak komórka rośliny produkuje ATP, korzystając z energii światła w fazie jasnej fotosyntezy.

6.2.1 Wytwarzanie ATP w chloroplastach podczas fotosyntezy

Chloroplast to miejsce, w którym zachodzą reakcje fotosyntezy, czyli produkcja glukozy (i tlenu jako produktu ubocznego) z dwutlenku węgla i wody:

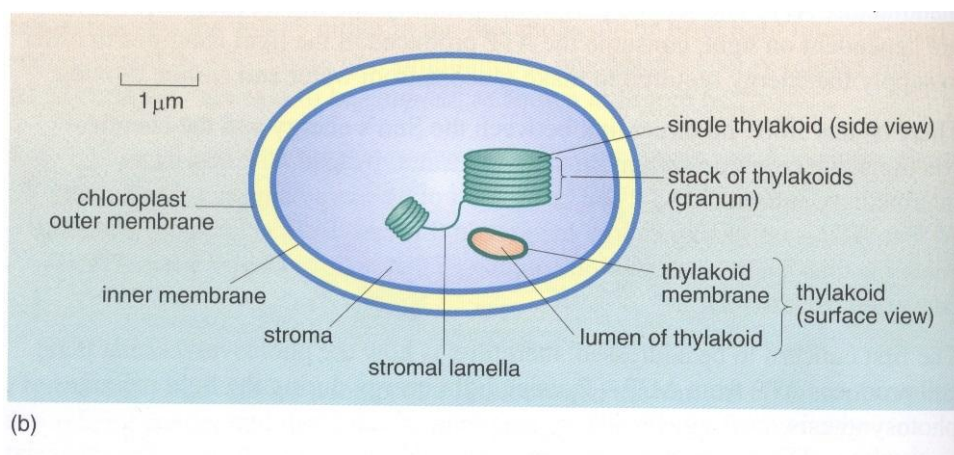


Równanie powyższe przedstawia przebieg produkcji związku organicznego - glukozy. Chloroplasty otoczone są cytoplazmą, posiadają też wewnętrzne i zewnętrzne błony. Błona

wewnętrzna tworzy liczne woreczki, w chloroplastach granalnych ułożone w płaskie stopy zwane **tylakoidami**; z kolei stos tylakoidów tworzy granum (patrz rys. 6.3).



Rys. 6.3 (a) Obraz z mikroskopu elektronowego chloroplastu komórki liścia niecierpka, ukazujący błonę zewnętrzną i wewnętrzną w formie gran oraz płynne wnętrze zwane stromą. Ciemne owalne struktury to ziarna skrobi.



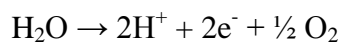
(b) Schemat chloroplastu ukazujący struktury wewnętrzne związane z wymianą energii – tylakoidy i lamelle.

Za przechwytywanie światła w fotosyntezie odpowiedzialne są cząsteczki chlorofilu, gromadzące się w błonach w formie tylakoidów. To właśnie tam odbywa się produkcja ATP w oparciu o energię światła słonecznego. Przestrzeń wewnętrzną tylakoidu określamy terminem lumen.

- Dlaczego chloroplasty zawierają tak dużo gran?
- Aby zwiększyć powierzchnię chloroplastu zdolną do przechwytywania energii światła słonecznego

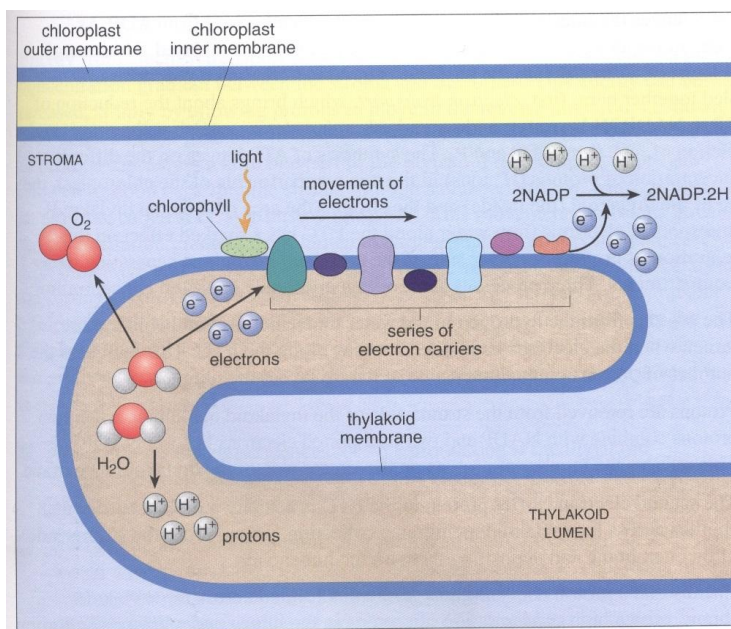
Grana otoczone są przez stromę; to płynne wnętrze chloroplastu – obszar, w którym zachodzą procesy biosyntezy cząsteczek cukru. Ten podział chloroplastu na wydzielone obszary ma związek z funkcjonowaniem komórki.

Przyjrzyjmy się najpierw procesowi tworzenia ATP w chloroplastcie. Cząsteczki chlorofilu absorbują fotony światła. Oddziaływanie z fotonem polega na wykorzystaniu jego energii do rozerwania cząsteczki wody na poszczególne składniki oraz do jonizacji atomów wodoru, możemy to zapisać w formie następującego równania:



Uwolnione elektrony są natychmiast przenoszone do białka w błonie tylakoidu (do serii nośników elektronów), protony pozostają w przestrzeni wewnętrznej tylakoidu, zaś tlen wydostaje się z komórki jako produkt uboczny. Zatem energia fotonów pozwala na przeniesienie elektronów z wody do konkretnego białka w tylakoidzie. Prześledźmy ich dalsze losy oraz proces produkcji ATP.

Pierwszy nośnik elektronów to jedno z serii białek tworzących błonę; w sumie tworzą one fotosyntetyczny łańcuch transportu elektronów (ETC). Ułożone są one w powtarzającą się sekwencję na błonie każdego chloroplastu (rys. 6.4).



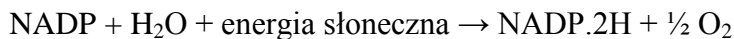
Rys. 6.4. Fotosyntetyczny łańcuch transportu elektronów składa się z serii białkowych nośników elektronów (pokazanych jako kolorowe struktury na górnej błonie) w tylakoidzie chloroplastu. Pod wpływem światła cząsteczki wody rozbijane są na elementarne składniki. Elektrony transportowane są dalej, protony pozostają w lumenie, tlen uwalniany jest jako produkt uboczny.

Nośniki elektronów łatwo przyswajają dodatkowe elektrony. O tych, które najsilniej wiążą elektrony mówimy, że mają największe *powinowactwo elektronowe*. Nośniki ułożone są na błonie w kolejności rosnącego powinowactwa elektronowego. W ten sposób tworzą łańcuch transportujący elektrony uwalniane z wody. Powinowactwo elektronowe pierwszego nośnika jest wystarczające do przyjęcia pary elektronów z wody. Drugi nośnik pobiera elektrony od pierwszego i tak dalej.

Gdy poruszające się elektrony osiągną kraniec systemu nośników, muszą zostać usunięte (w przeciwnym razie ich transport zatrzymałby się). Zespół ETC uzależnia się więc od substancji mogącej pobrać elektrony. W jednym z poprzednich podrozdziałów mówiliśmy o koenzymach, biorących udział w reakcjach przez oddawanie lub przyłączanie reagentów (atomów, grup atomów czy elektronów). W tym przypadku koenzym **NADP** (fosforan dinukleotydu nikotynoamidoadeninowego) pobiera elektrony od ETC i wiąże je z protonami stromy, by wytworzyć NADP.2H, zredukowaną formę koenzymu; cząsteczka NADP pobiera równoważność dwóch atomów wodoru. Tak utworzone molekuly NADP.2H okazują się kluczowe w procesie syntezy glukozy, zachodzącym w fazie ciemnej procesu fotosyntezy:



Jak wynika z powyższego zapisu, cząsteczka NADP potrzebuje 2 elektronów z ETC i 2 protonów ze stromy, by wytworzyć NADP.2H. Z kolei w procesie rozbicia cząsteczki wody (pod wpływem światła - fotolizy) będzie to oznaczać wydzielenie jednego atomu tlenu. Możemy więc podsumować cały proces reakcji:

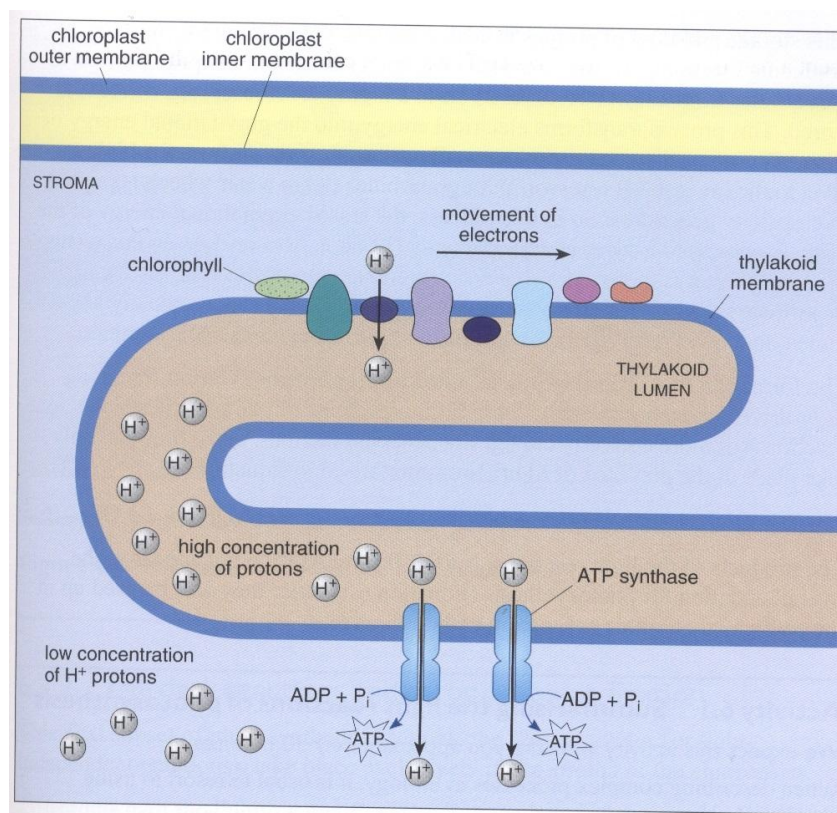


- Ile cząsteczek wody musi podlegać fotolizie, by wytworzyć cząsteczkę tlenu?
- Dwie, gdyż jedna cząsteczka wody zawiera tylko jeden atom tlenu.

Nadal pozostaje otwarta kwestia, jak następuje synteza ATP z ADP. Gdy elektrony przemieszczają się wzdłuż łańcucha transportu, wydzielana jest energia. Energia ta nie jest wykorzystywana bezpośrednio do produkcji ATP. W rzeczywistości mamy tu do czynienia z dwoma powiązаныmi procesami: *transportem elektronów*, który prowadzi do redukcji NADP do NADP.2H oraz *fosforylacji*, w którym ATP powstaje z ADP i P_i. Synteza ATP uzależniona jest od różnic w koncentracji protonów (jonów H⁺) w różnych składnikach chloroplastu – lumenu tylakoidu (wnętrza) i stromy (obszaru na zewnątrz tylakoidu). Transport elektronów pochodzących z wody wzdłuż ETC ma zauważalny wpływ na koncentrację protonów po obu stronach błony tylakoidu oddzielającej te dwa obszary. Na tę różnicę w koncentracji protonów składają się trzy procesy:

1. Protony pochodzące z wodoru w cząsteczkach wody są pozostawiane w lumenie podczas gdy elektrony rozpoczynają swą wędrówkę wzdłuż ETC. Zwiększa to liczbę protonów po stronie lumenu.
2. Protony są usuwane ze stromy, gdy dwa spośród nich oddziałują z koenzymem NADP i dwoma przetransportowanymi elektronami tworząc NADP.2H. Zmniejsza to liczbę protonów po stronie stromy.
3. Drugie białko w łańcuchu transportu elektronów to mobilny element umożliwiający przenikanie protonów od strony stromy do lumenu.

Oznacza to że na błonie tylakoidu tworzy się gradient zawartości protonów, z wysoką ich zawartością w lumenie i niską w stromie, jak pokazano na rys. 6.5.



Rys. 6.5. Wywołany przez światło ruch elektronów powoduje wzrost koncentracji protonów w lumenie oraz jej spadek w stromie. Energia transportu elektronów zostaje więc przekształcona w gradient protonów. Umożliwia on z kolei przenikanie protonów do stromy przez kanały białkowe. Te białka to kompleksy syntazy ATP – przepływające protony umożliwiają wytworzenie ATP z ADP i P_i .

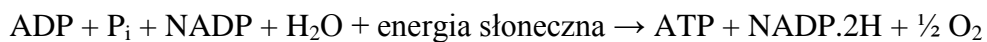
Energia transportu elektronów jest więc efektywnie gromadzona, powiększając gradient zawartości protonów między stromą i lumenem. Energię tę można uwolnić, pozwalając protonom na ruch zgodnie z gradientem: z obszaru o wyższej zawartości do obszaru o zawartości niższej. Ten ruch może nastąpić tylko w niektórych obszarach błony; protony

mogą przeniknąć do stromy przez kanały białkowe, jakie tworzą enzymy **syntazy ATP** (rys. 6.5). Ten ruch protonów zapewnia energię umożliwiającą wytworzenie ATP z ADP i P_i. Jak sugeruje sama nazwa syntaza ATP, enzym ten katalizuje tworzenie ATP z ADP i P_i. Podsumowując, energia wytworzona podczas transferu elektronów wzdłuż ETC do formy NADP.2H tworzy gradient elektrochemiczny protonów; z kolei energia z gradientu przekształcana jest w energię wiązań chemicznych podczas zamiany ADP i P_i w ATP.

- Jakie mogłyby być konsekwencje dla produkcji ATP, gdyby uszkodzona błona tylakoidu dopuszczała ruch protonów bez ograniczeń?
- Nie powstałby wówczas gradient zawartości protonów. Protony nie przemieszczałyby się przez kanały białkowe enzymu syntazy ATP i nie powstawałby związek ATP.

Przechowywanie i przepływ protonów opisane powyżej przypomina system gromadzenia wody przy produkcji energii elektrycznej w elektrowni szczytowo-pompowej. Zamienia się w niej energię elektryczną na energię potencjalną grawitacji poprzez wpompowanie wody ze zbiornika dolnego do górnego w okresie nadwyżki produkcji nad zapotrzebowaniem na energię elektryczną (np. w nocy), a następnie, w godzinach szczytu, następuje odwrócenie procesu. Posługując się tą analogią, zgromadzoną wodę reprezentują protony, zbiornik górny – lumen, dolny – stroma, zaś turbinę – syntaza ATP.

Tworzenie ATP opisaną metodą nazywamy **fotofosforylacją** (fosforylacją fotosyntetyczną). Tę część reakcji fotosyntezy (fazę jasną) podsumowuje poniższe równanie reakcji:



Produkty fazy jasnej, NADP.2H i ATP, nie pojawiają się w ogólnym równaniu fotosyntezy (6.1), gdyż zostaną wykorzystane przy budowie cukru z dwutlenku węgla.