



Енергетика живих організмів. Дихання. Фотосинтез

Змістовий модуль 2

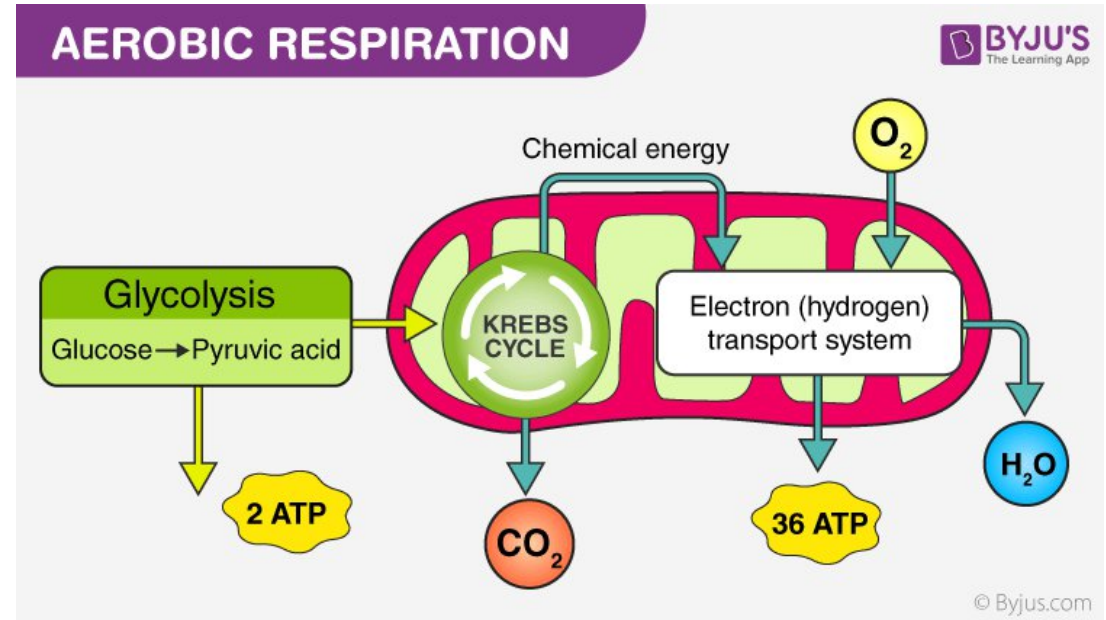
Анаеробне та аеробне дихання

Дихання – сукупність реакцій біологічного окиснення органічних енерговмісних речовин з виділенням енергії, необхідної для підтримання життєдіяльності організму.

Дихання є процесом, при якому атоми Гідрогену (електрони) переносяться від органічних речовин на молекулярний кисень.

Виділяють два основних типи дихання:

- ❖ анаеробне;
- ❖ аеробне.



Анаеробне дихання

Анаеробне дихання – сукупність процесів, які здійснюють окиснення органічних речовин і отримання енергії за відсутності кисню. Розщеплення органічних речовин у анаеробів є неповним і відбувається з утворенням проміжних сполук.

Характерне для багатьох нижчих організмів (молочнокислі бактерії, дріжджі), тварин (паразитичні черви, глибоководні безхребетні), окремих видів гетеротрофних рослин та багатьох рослинних тканин. У анаеробних організмів замість кисню можуть використовуватися інші, зазвичай органічні, речовини як акцептори електрона. Термін "анаеробне дихання" часто використовується рівнозначно термінам "бродиння" та "ферментація", особливо, коли йдеться про гліколітичний шлях у клітині.

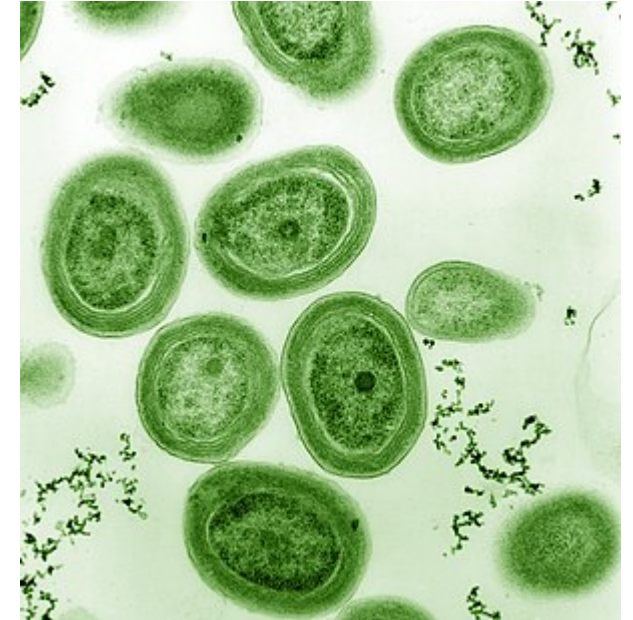
Анаеробне дихання, на відміну від аеробного, є процесом, за якого Гідроген, відщеплений від органічної речовини, передається не на Оксиген, а на іншу органічну сполуку, що утворюється в цьому процесі. При анаеробному диханні виділяється значно менше енергії, ніж при аеробному, а тому для одержання такої ж кількості енергії анаеробні організми повинні витратити набагато більше глюкози порівняно з аеробами.

Анаеробне дихання забезпечує існування організмів в умовах, де немає кисню. Анаероби дуже поширені у природі та живуть там, де не можуть жити аероби: у ґрунті, під водою, в кишковому тракті вищих тварин. Деякі анаероби є збудниками небезпечних захворювань людини (ботулізм, гострі кишкові інфекції та інші).

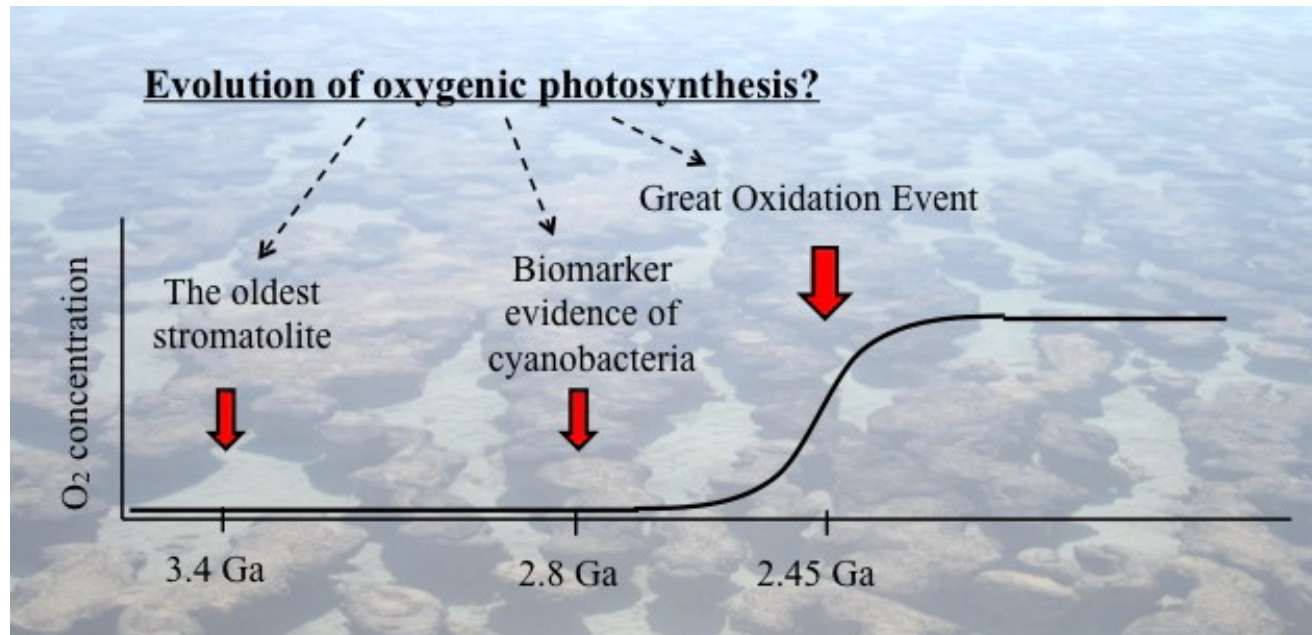
Аеробне дихання

Аеробне дихання – сукупність процесів, які здійснюють окиснення органічних речовин і отримання енергії за участю кисню. Розщеплення органічних речовин є повним і відбувається з утворенням кінцевих продуктів окиснення H_2O і CO_2 . Характерне аеробне дихання для переважної більшості організмів і проходить в мітохондріях клітини. Аеробні організми в процесі дихання можуть окиснювати різні органічні сполуки: вуглеводи, жири, білки тощо. В аеробних організмів окиснення протікає з використанням кисню як акцептора (приймача) електрона до вуглекислого газу і води.

Аеробне дихання – найдосконаліший спосіб утворення енергії. В основі – повне розщеплення, яке відбувається за участю реакцій безкисневого і кисневого етапів енергетичного обміну. Аеробне дихання відіграє основну роль у забезпеченні клітин енергією та розщепленні речовин до кінцевих продуктів окиснення – води і вуглекислого газу.



Prochlorococcus, впливова морська ціанобактерія, яка виробляє більшу частину кисню у світі



Вважається, що примітивні синьо-зелені водорості, також відомі як ціанобактерії, створили вільний кисень за допомогою процесу фотосинтезу. Ціанобактерії, що збереглися в викопних структурах під назвою **строматоліти**, з'явилися на Землі ще 3,5 мільярда років тому - можливо, навіть раніше.

Спочатку вільний кисень був поглинений океаном, але приблизно в 2,5 мільярда років тому вільний кисень почав накопичуватися в атмосфері Землі – траєкторія розвитку життя на планеті в той час кардинально змінилася.

Енергетичний обмін та його етапи

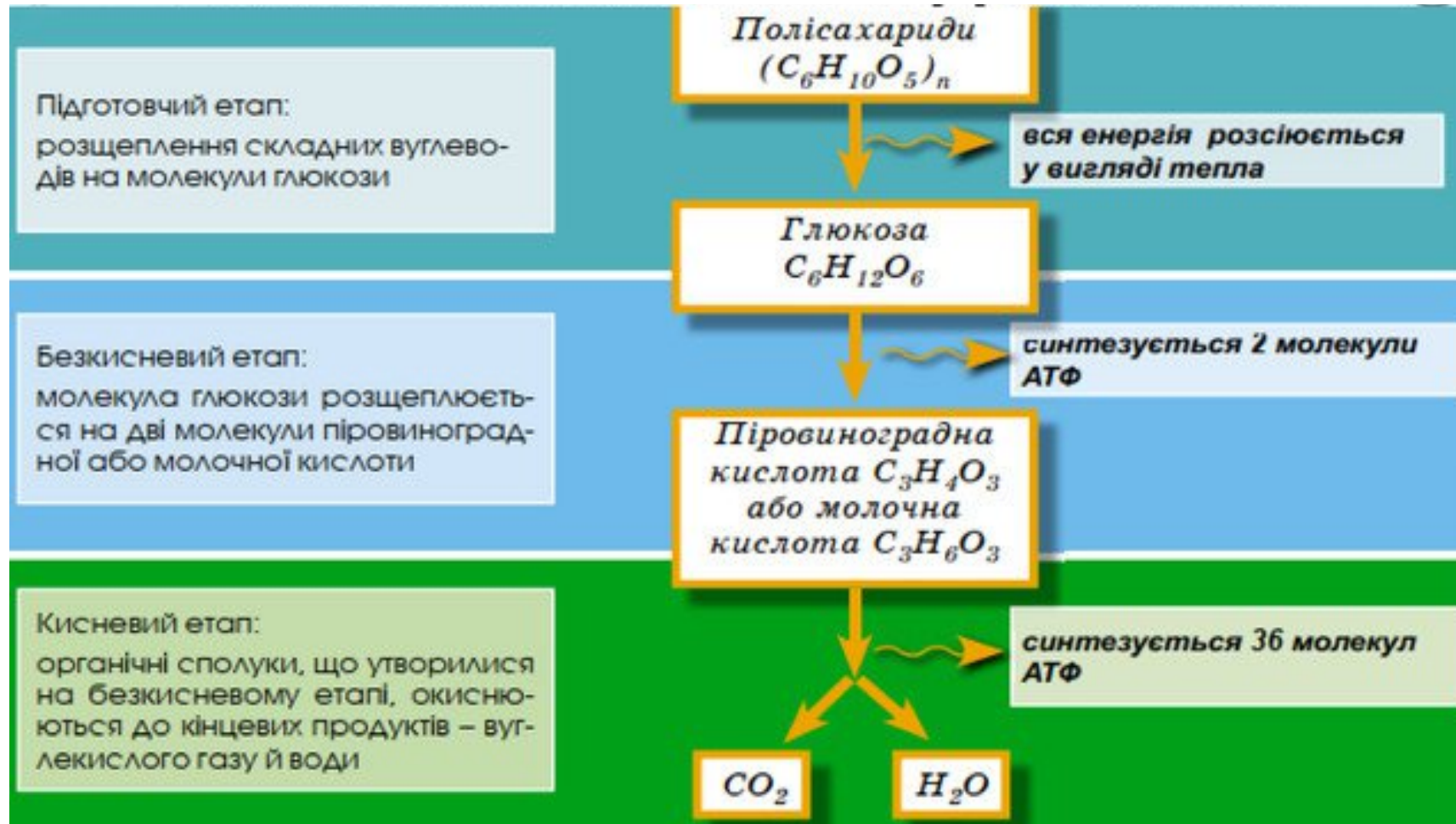
Енергетичний обмін (катаболізм) – це сукупність реакцій розщеплення, які забезпечують розпад складних органічних сполук, що супроводжується вивільненням енергії.

За енергетичного обміну частина енергії, яка виділяється під час розщеплення органічних сполук, розсіюється у вигляді тепла, а частина – запасується у макроергічних зв'язках молекули АТФ.

Енергетичний обмін – це складний і багатоступеневий упорядкований процес. У цілому можна виділити в ньому три етапи утворення енергії:

- ❖ **підготовчий;**
- ❖ **безкисневий;**
- ❖ **кисневий.**

Етапи енергетичного обміну



Етапи енергетичного обміну

1. Підготовчий етап розпочинається у травних вакуолях або травному каналі процесами травлення.

Під впливом травних ферментів складні органічні сполуки розщеплюються (гідролізуються) до сполук, які може засвоювати організм. При цьому виділяється всього 0,2-0,8 % енергії, тобто енергетичний ефект цього етапу незначний і вся енергія розсіюється у вигляді теплоти.

Основні групи травних ферментів та їх субстрати

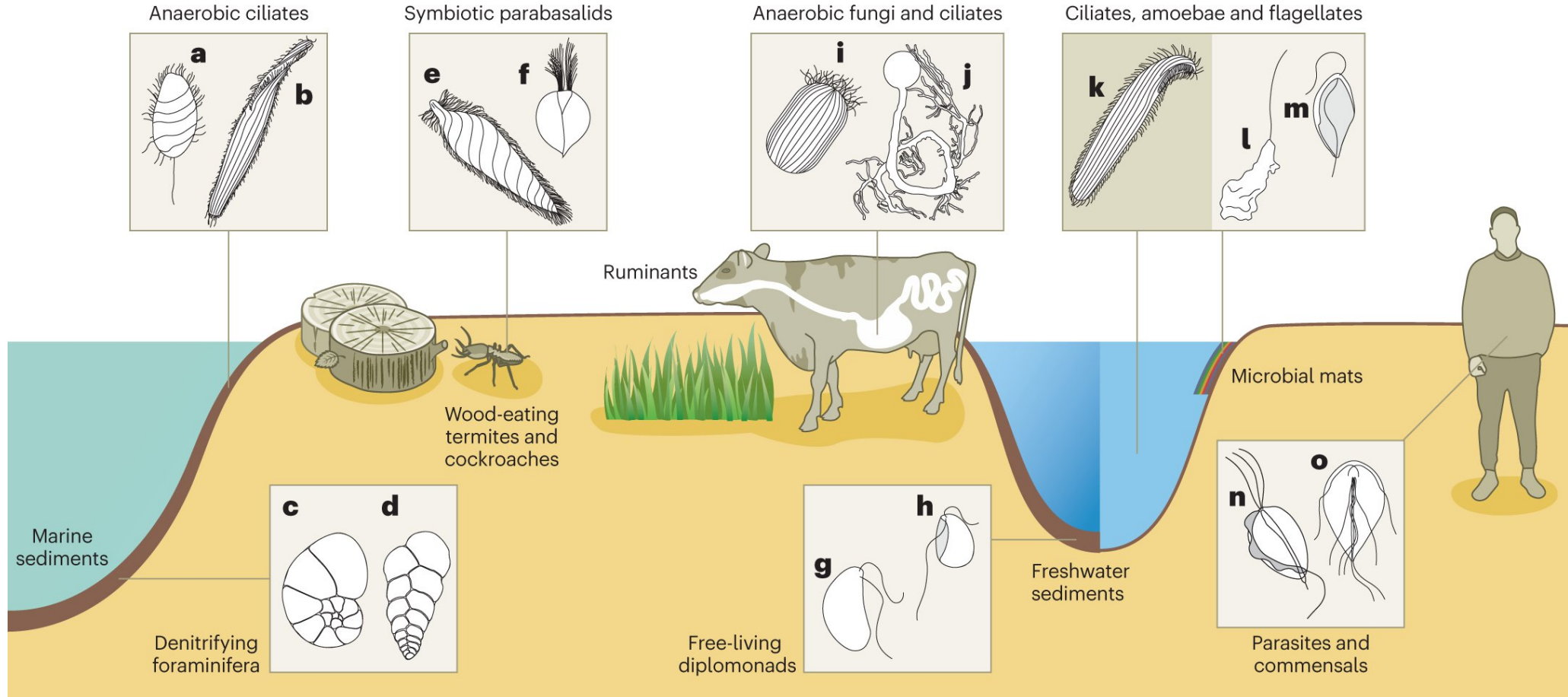
Складні органічні сполуки	Ферменти	Прості органічні сполуки
Протеїни	Протеази	Амінокислоти
Ліпіди	Ліпази	Вищі жирні кислоти + спирти
Полісахариди	Амілази	Моносахариди
Нуклеїнові кислоти	Нуклеази	Нуклеотиди

Етапи енергетичного обміну

2. Безкисневий (анаеробний) етап відбувається в гіалоплазмі клітини і призводить до звільнення невеликої кількості енергії. На цьому етапі прості органічні сполуки, які утворилися на попередньому етапі, зазнають подальшого розщеплення без участі кисню. Безкисневе розщеплення є найпростішою формою утворення енергії в клітинах.

Деякі мікроорганізми та безхребетні (наприклад, паразити) не можуть використовувати кисень, тому їм властивий лише анаеробний енергетичний обмін. Більшість організмів для розщеплення органічних сполук використовує кисень, але кисневому етапу завжди передує безкисневий. Найважливішим на цьому етапі в клітинах є такий процес, як **гліколіз**.

Еволюція анаеробних мікроскопічних еукаріотів



Гліколіз

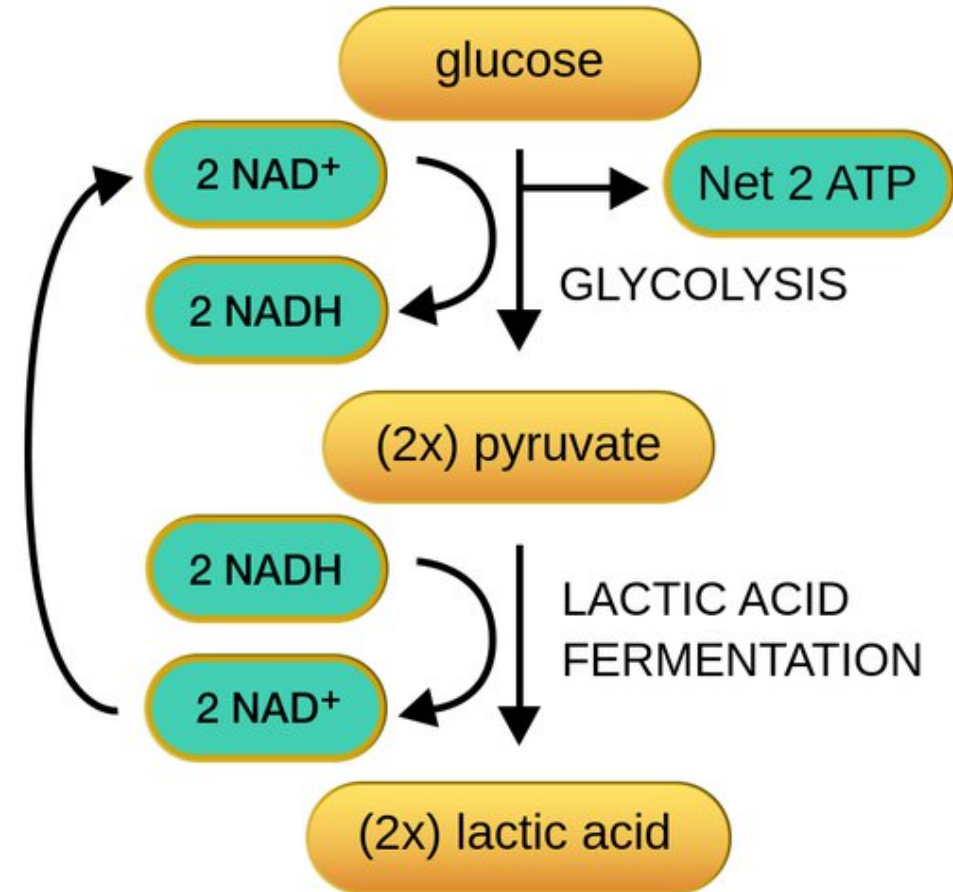
Гліколіз – сукупність ферментативних реакцій, які забезпечують безкисневе розщеплення молекул глюкози з утворенням молочної кислоти та АТФ.

Цей процес є філогенетично найстарішим, дуже поширеним видом енергетичного обміну, який властивий багатьом анаеробним мікроорганізмам, а також клітинам більшості вищих тварин.

При анаеробних умовах існування, або при недостатньому вмісті кисню, як це буває в м'язах, які активно скорочуються, кінцевим продуктом гліколізу є молочна кислота ($C_3H_6O_3$), яка утворюється з пірвинуградної кислоти ($C_3H_4O_3$).

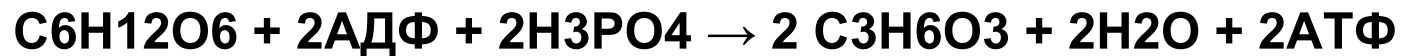
У аеробних організмів гліколіз здійснюється перед циклом Кребса та дихальним ланцюгом перенесення електронів, які разом добувають більшу частину енергії глюкози.

За аеробних умов пірвинуградна кислота ($C_3H_4O_3$) проникає в мітохондрії і включається в реакції перетворень трикарбонних кислот.



Гліколіз

Енергетичний ефект гліколізу – 200 кДж (116 кДж – на тепло, 84 кДж – на АТФ):



Таким чином, гліколіз є енергетично малоефективним процесом, лише 35-40% від енергії енергетичного ефекту акумулюється в АТФ. Енергія гліколізу складає лише 5-7% потенційної енергії глюкози. Це пояснюється тим, що, хоча цей процес є окисно-відновним, загальної зміни ступеня окиснення атомів Карбону не відбувається.

Попри низьку ефективність, гліколіз має велике фізіологічне значення. Завдяки йому організми забезпечуються енергією в умовах дефіциту кисню. Навіть у хребетних гліколіз використовується як ефективний спосіб отримання енергії під час коротких періодів інтенсивної напруги, коли перенесення кисню до м'язів недостатнє для підтримки метаболізму. Він допомагає під час коротких періодів інтенсивної напруги і не призначений для тривалого використання. Наприклад, у людей ферментація глюкози до молочної кислоти дає енергію на період від 30 секунд до 2 хвилин. Крім того, проміжні продукти гліколізу використовуються для синтезу складніших сполук.

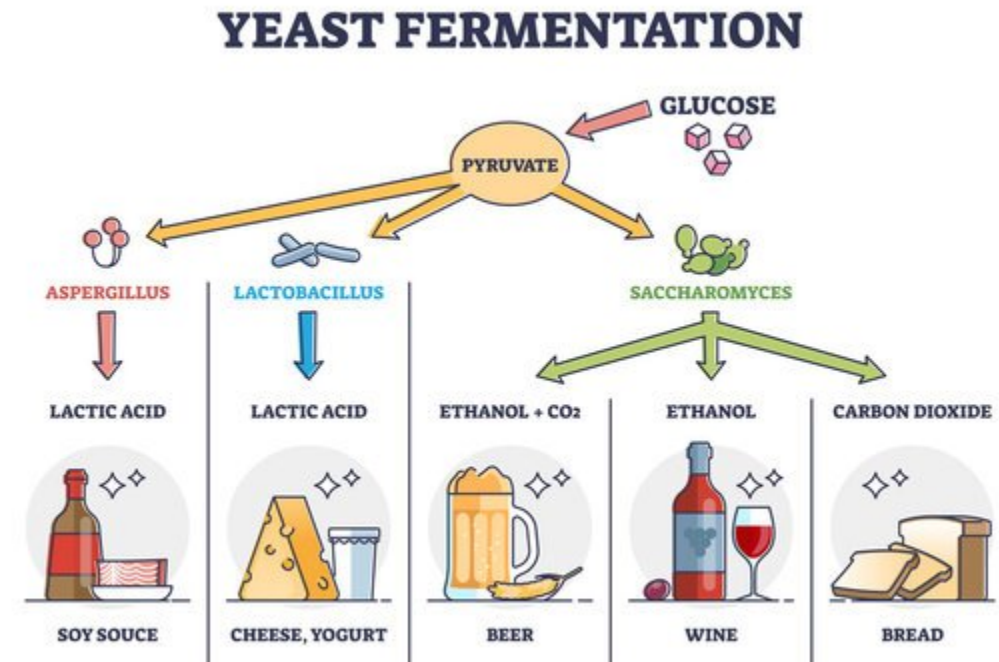
У деяких анаеробних організмах, наприклад, дріжджів, піровиноградна кислота перетворюється не в молочну кислоту, а в етанол. Утворення етанолу та молочної кислоти з глюкози – це приклади спиртового та молочнокислого бродіння, яке зазвичай називають гліколізом.

Бродіння (ферментація)

Бродіння (ферментація)– процес розкладу органічних речовин (здебільшого вуглеводів) мікроорганізмами в анаеробних умовах. При бродінні окислюються органічні сполуки, що містять у своєму складі кисень.

Процеси бродіння були досліджені Л. Пастером у 50-60-х роках ХІХ ст. і названі ним "життям без кисню". До бродіння здатні дріжджі, бактерії, мукові гриби і окремі найпростіші. Крім спиртового і молочнокислого бродіння, в організмів є ще маслянокисле, оцтовокисле, пропіоновокисле, метанове та ін.

Вихідними продуктами для бродіння є вуглеводи, а також органічні кислоти, амінокислоти та ін. Кожен тип бродіння характеризується специфічними кінцевими продуктами, якими можуть бути органічні кислоти (молочна, масляна та ін.), спирти (етиловий, бутиловий тощо), ацетон, а також CO_2 і H_2O . Окисно-відновні реакції бродіння здійснюються за участю специфічного переносника водню, який позначають як НАД (нікотинамідаденіндинуклеотид). Проміжні продукти бродіння є вихідним матеріалом для утворення в клітинах амінокислот, жирних кислот та інших біомолекул.



Аеробне дихання

3. **Кисневий (аеробний) етап** відбувається в матриксі і на кристах мітохондрій за участю кисню. При цьому звільняється основна маса енергії (понад 90%). На цьому етапі аеробне перетворення вуглеводів продовжується за рахунок розщеплення молочної кислоти до води і вуглекислого газу.

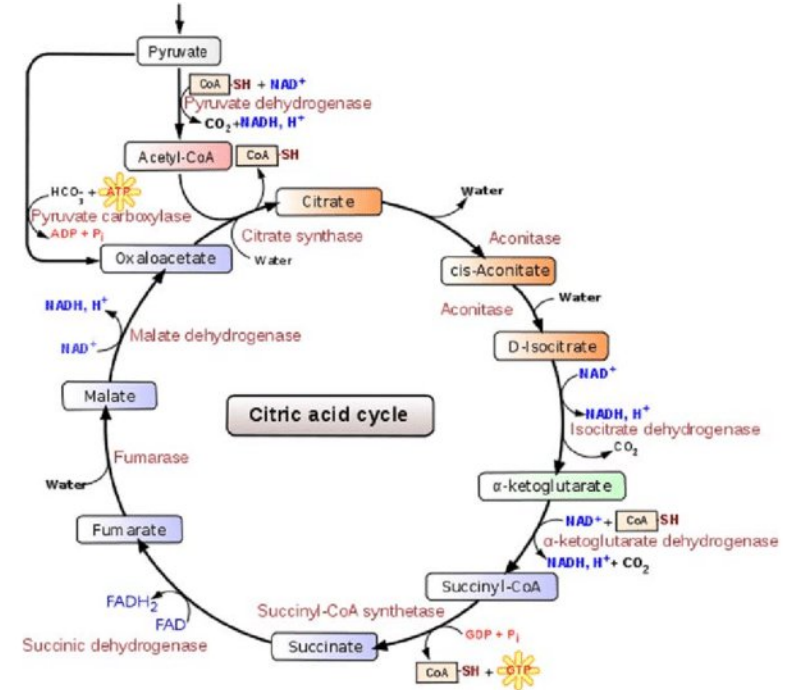
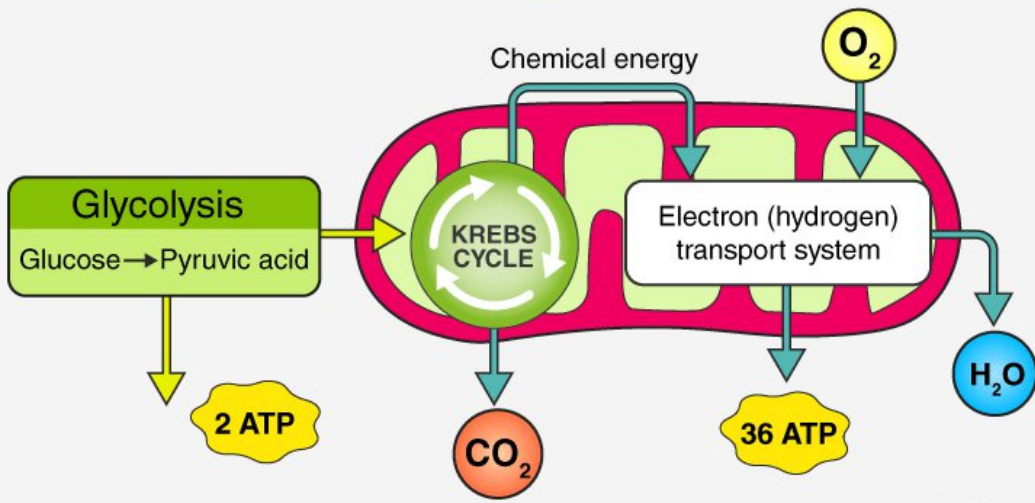
Енергетичний ефект: 2600 кДж (1088 кДж – на тепло, 1512 кДж – на АТФ):



Цикл Кребса – це послідовне перетворення певних органічних кислот, що відбувається в матриксі мітохондрій. На початку циклу піровиноградна кислота реагує з щавелевооцтовою, утворюючи лимонну кислоту. Остання через низку послідовних реакцій перетворюється на інші органічні кислоти. Унаслідок таких перетворень однієї молекули $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$ утворюються:

- ❖ дві молекули АТФ;
- ❖ чотири пари атомів Гідрогену, які є носіями енергії для утворення АТФ на дихальному ланцюгу;
- ❖ дві молекули вуглекислого газу, які виділяються з клітини.

AEROBIC RESPIRATION



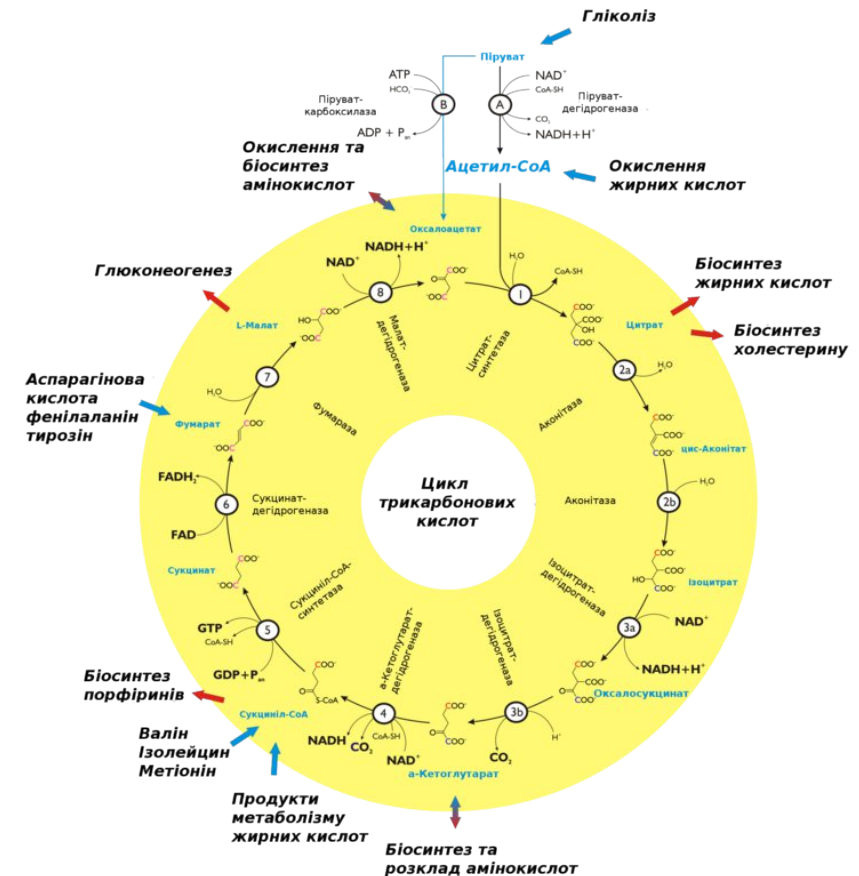
Цикл Кребса

Цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса, цитратний цикл) — центральна частина загального шляху катаболізму, циклічний біохімічний процес аеробних організмів, в ході якого відбувається перетворення двох- і трьохвуглецевих сполук, що утворюються як проміжні продукти в живих організмах при розпаді вуглеводів, жирів і білків, до CO_2 . При цьому звільнений водень прямує в ланцюг тканинного дихання, де надалі окислюється до води, беручи безпосередню участь в синтезі універсального джерела енергії — АТФ.

Цикл Кребса — це ключовий етап дихання всіх клітин, що використовують кисень (аеробне дихання), центр перетину безлічі метаболічних шляхів в організмі. Окрім значної енергетичної ролі циклу відводиться також і істотна пластична функція, тобто це важливе джерело молекул-попередників, з яких в ході інших біохімічних перетворень синтезуються такі важливі для життєдіяльності клітини сполуки, як амінокислоти, вуглеводи, жирні кислоти та ін.

Цикл перетворення лимонної кислоти в живих клітинах відкрив і вивчав німецький біохімік Ганс Кребс, за цю свою роботу його (спільно з Фріцем Ліпманом) відзначено Нобелівською премією з фізіології та медицини 1953 року.

У еукаріотів всі реакції циклу Кребса протікають усередині мітохондрій, причому ферменти, що їх каталізують, окрім одного, знаходяться у вільному стані в мітохондріальному матриксі, винятком є сукцинатдегідрогеназа, яка локалізується на внутрішній мітохондріальній мембрані, вбудовуючись в ліпідний бішар. У прокаріотів реакції циклу протікають в цитоплазмі.



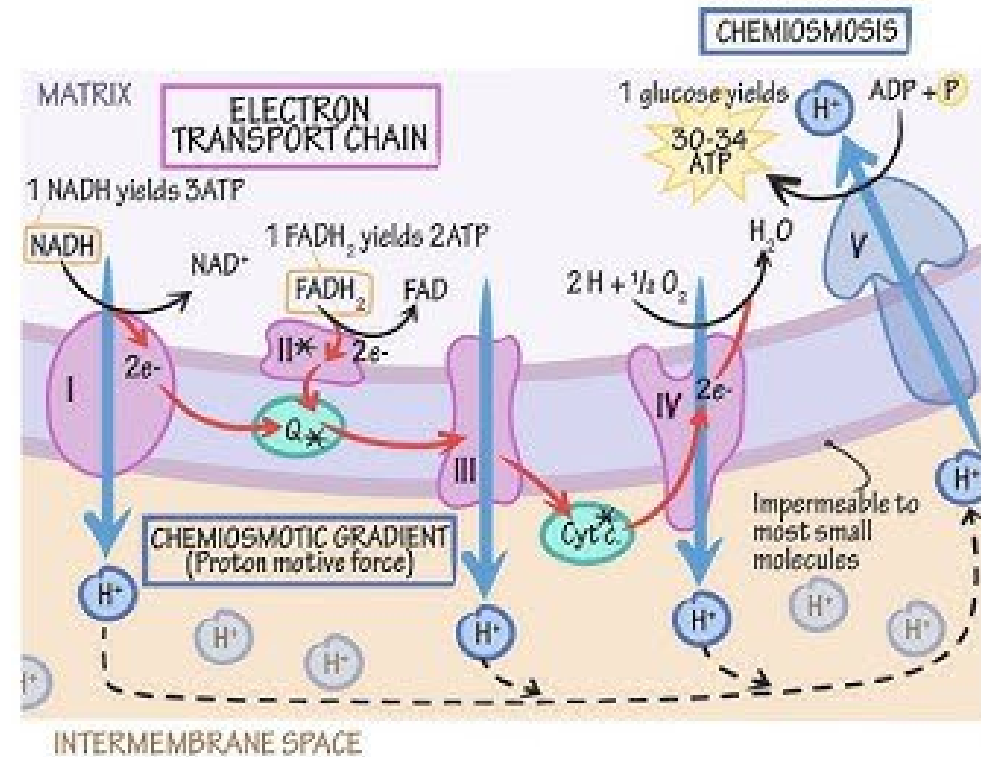
Дихальний ланцюг – це сукупність ферментів, вбудованих у внутрішню мембрану мітохондрій, які забезпечують перенесення електронів від атомів Гідрогену (окиснення) на Оксиген (відновлення).

У ході цих окисно-відновних реакцій відбувається поступове звільнення енергії хімічних зв'язків і її акумулювання в макроергічних зв'язках АТФ. Під час реакцій циклу Кребса звільнюються атоми Гідрогену. Далі ці атоми дисоціюють на протони і електрони, які акцептуються коферментом НАД. Відтак електрони Гідрогену передаються по ланцюгу дихальних ферментів – флавопротеїдів і цитохромів, вивільнюють свою кінетичну енергію, а в кінці з'єднуються з протонами і утворюють молекули води. Енергія, яка при цьому звільняється, використовується в декількох ділянках дихального ланцюга для здійснення реакції фосфорилування – синтезу АТФ, тобто приєднання фосфатної групи до АДФ. Це відбувається на внутрішній мембрані мітохондрій. Таким чином, реакція окиснення (переносу електронів) спряжена (тісно поєднана) з реакціями фосфорилування, коли 55% енергії йде на синтез АТФ, а 45% розсівається у вигляді теплової енергії.

Електрон-транспортний ланцюг

- ❖ Комплекс I (НАДН-дегідрогеназний комплекс) окиснює НАДН, відбираючи в нього два електрони та переносячи їх на розчинний в ліпідах убіхінон, який всередині мембрани дифундує до комплексу III. Водночас, комплекс I перекачує 2 протони та 2 електрони з матриксу в міжмембранний простір мітохондрії.
- ❖ Комплекс II (Сукцинатдегідрогеназа) не перекачує протони, але забезпечує вхід у ланцюг додаткових електронів завдяки окисненню сукцинату.
- ❖ Комплекс III (Цитохром-bc1-комплекс) переносить електрони з убіхінону на два водорозчинних цитохроми c, розміщених на внутрішній мембрані мітохондрії. Убіхінон передає 2 електрони, а цитохроми за один цикл переносять по одному електрону. Водночас туди також переходять 2 протони убіхінону та перекачуються комплексом.
- ❖ Комплекс IV (Цитохром c оксидаза) каталізує перенесення 4 електронів з 4 молекул цитохрому на O_2 та перекачує водночас 4 протони в міжмембранний простір. Комплекс складається з цитохромів a та a3, які, окрім гему, містять йони міді.

Кисень, що поступає в мітохондрії з крові, зв'язується з атомом заліза в гемі цитохрому a3 в формі молекули O_2 . Кожен із атомів кисню приєднує по два електрони та два протони й перетворюється в молекулу води.



Процес утворення АТФ у результаті перенесення електронів по дихальному ланцюгу внутрішніх мембран мітохондрій одержав назву **окисного фосфорилування**. При інфекційних захворюваннях, дії несприятливих фізико-хімічних чинників (температури, радіації тощо) ці процеси роз'єднуються, більше енергії випромінюється у вигляді теплової, і тому підвищується температура в клітині і в організмі. Крім того, мітохондрії беруть участь у регуляції обміну води, депонуванні йонів кальцію, продукуванні попередників стероїдних гормонів. Отже, завдяки реакціям кисневого етапу при розщепленні двох молекул піровиноградної кислоти синтезується в цілому 36 моль АТФ (2 моль в циклі Кребса і 34 моль – при перенесенні йонів Гідрогену дихальним ланцюгом).

Сумарним енергетичним результатом етапів енергетичного обміну є виділення 2800 кДж енергії (200 кДж + 2600 кДж), з якої в 38 молекулах АТФ акумулюється 55% ($38 \times 42 \text{ кДж} = 1596 \text{ кДж}$), а 45% (1204 кДж) – розсіюється у вигляді теплоти. При цьому 2 молекули АТФ дає гліколіз, 2 – цикл Кребса і 34 – дихальний ланцюг.

Повне рівняння розщеплення глюкози має такий вигляд:



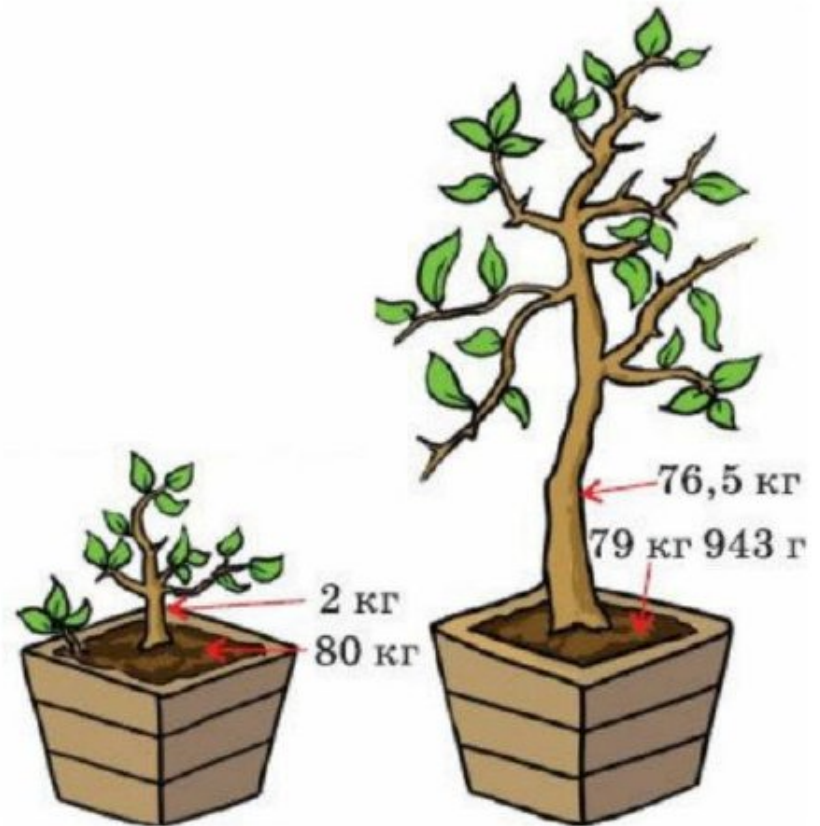
Отже, основну роль у забезпеченні клітин енергією відіграє аеробний етап енергетичного обміну.

Фотосинтез

Ще в 1600 році бельгійський вчений Ян Ван Гельмонт поставив експеримент: він зважив гілочку верби, після чого посадив її у горщик, в якому знаходилося 80 кг землі.

А потім протягом п'яти років поливав рослину дощовою водою. Через 5 років виявилось, що вага рослини збільшилася на 75 кг, при тому, що маса землі зменшилася лише на 57 грамів. Звідки ж взялася настільки значна прибавка у вазі?

Так було виявлено, що рослини здатні самостійно створювати собі поживні речовини.



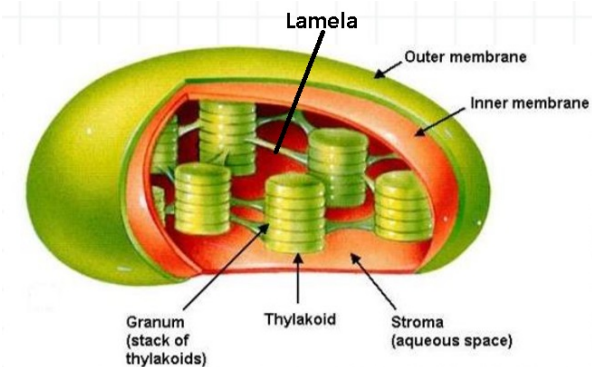
Фотосинтез рослин здійснюється в хлоропластах, відособлених двомембранних органелах клітини. Хлоропласти можуть бути в клітинах плодів, стебел тощо, проте основним органом фотосинтезу, анатомічно пристосованим до його здійснення, є листя. У листку найбагатша хлоропластами тканина — палисадна, або фотосинтезуюча/стовпчаста/хлорофілоносна, паренхіма. У деяких сукулентів з виродженим листям (наприклад, кактусів) основна фотосинтетична активність пов'язана зі стеблом.

Світло для фотосинтезу захоплюється повніше завдяки плоскій формі листка, що забезпечує велике відношення поверхні до об'єму. Вода доставляється з кореня розвиненою мережею судин (прожилків листка). Вуглекислий газ надходить частково за допомогою дифузії через кутикулу і епідерміс, проте велика його частина дифундує в листя через продихи і по листку через міжклітинний простір. Рослини, що здійснюють C4 і CAM-фотосинтез, сформували особливі механізми для активної асиміляції вуглекислого газу.

Внутрішній простір хлоропласта заповнений безбарвною речовиною (**стромою**) і пронизаний мембранами (**ламелами**), які, з'єднуючись одна з одною, утворюють **тилакоїди**, які, у свою чергу, групуються в стопки, так звані **грані**. Внутрішньотилакоїдний простір відокремлений і не сполучається з рештою строми. Передбачається також, що внутрішній простір всіх тилакоїдів сполучений між собою. Світлові стадії фотосинтезу пов'язані з мембранами, автотрофна фіксація вуглекислого газу відбувається в стромі.

У хлоропластах є власні ДНК, РНК, рибосоми (типу 70S), де йде синтез білка (хоча цей процес контролюється з ядра). Вони не синтезуються знову щоразу, а утворюються шляхом поділу попередніх. Усе це дозволило вважати їх нащадками вільних ціанобактерій, що увійшли в склад еукаріотичної клітини в ході симбіогенезу.

*Ціанобактерії та інші фотосинтезуючі бактерії та археї, таким чином, самі виконують функції хлоропластів рослин, і фотосинтетичний апарат їхніх клітин не винесений в особливу органелу. Їхні тилакоїди, проте, утворюють не стопки, а різні складчасті структури (в однієї ціанобактерії *Gloeobacter violaceus* тилакоїди відсутні зовсім, а весь фотосинтетичний апарат знаходиться на цитоплазматичній мембрані, що не створює заглибин). У них і в рослин також є відмінності у світлозбиральному комплексі і в складі пігментів.*



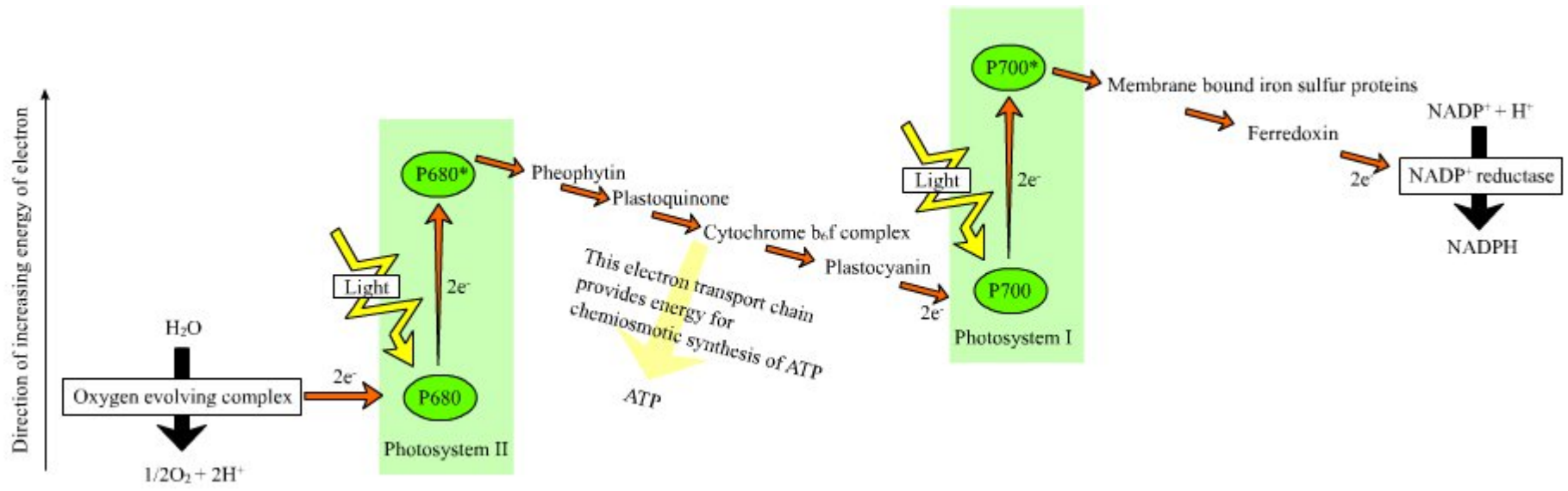
Світлова фаза фотосинтезу

У ході світлової стадії фотосинтезу утворюються високоенергетичні продукти: аденозинтрифосфат, який служить у клітині джерелом енергії, і НАДФН, що використовується як відновник. Як побічний продукт виділяється кисень.

Фотохімічна суть процесу полягає в тому, що хлорофіл має два рівні збудження (з цим пов'язана наявність двох максимумів на його спектрі поглинання): перший пов'язаний з переходом на вищий енергетичний рівень електрона системи зв'язаних подвійних зв'язків, другий — зі збудженням неспарених електронів азоту й кисню порфіринового ядра. При незмінному спіні електрона формуються синглетні перший і другий збуджений стан, при зміненому — триплетні перший і другий.

Другий збуджений стан найбільш високоенергетичний, нестабільний, і хлорофіл за 10^{-12} с переходить з нього на перший, з утратою 100 кДж/моль енергії лише у вигляді тепла. З першого синглетного і триплетного станів молекула може переходити в основний з виділенням енергії у вигляді світла (флуоресценція) або тепла, з перенесенням енергії на іншу молекулу, або, оскільки електрон на високому енергетичному рівні слабо зв'язаний з ядром, з переносом електрона на іншу сполуку.

Друга можливість здійснюється у світлозбиральних комплексах, перша — в реакційних центрах, де переведений до збудженого стану при поглинанні кванта світла хлорофіл стає донором електрона (відновлювачем) і передає його на первинний акцептор. Щоб запобігти поверненню електрона на позитивно заряджений хлорофіл, первинний акцептор передає його вторинному. Крім того, час життя отриманих сполук вищий, ніж у збудженої молекули хлорофілу. Відбувається усталення енергії і розділення зарядів. Для подальшої стабілізації вторинний донор електронів окислює позитивно заряджений хлорофіл, первинним же донором у разі оксигенного фотосинтезу є вода.

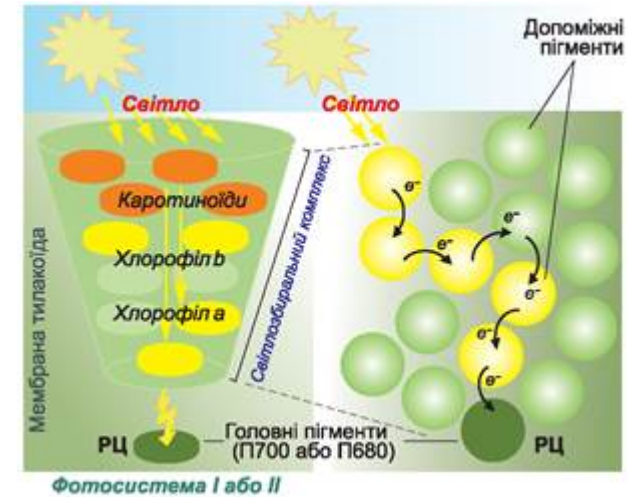


Світлозбиральні комплекси

Хлорофіл виконує два завдання: поглинання і передавання енергії. Понад 90 % всього хлорофілу хлоропластів входить у склад світлозбиральних комплексів (СЗК), що виконують роль антени, яка передає енергію в реакційний центр фотосистем I або II. Крім хлорофілу, в СЗК є каротиноїди, а в деяких водоростей і ціанобактерій — фікобіліни, роль яких полягає в поглинанні світла тих довжин хвиль, що хлорофіл поглинає порівняно слабо.

Передавання енергії йде резонансним шляхом і становить для однієї пари молекул 10^{-10} – 10^{-12} с, відстань, на яку здійснюється перенесення, становить близько 1 нм. Передавання супроводжується деякими втратами енергії (10 % від хлорофілу а до хлорофілу b, 60 % від каротиноїдів до хлорофілу), через що можлива тільки від пігменту з максимумом поглинання за меншої довжини хвилі до пігменту з більшою довжиною хвилі в максимумі поглинання. Саме в такому порядку взаємно локалізуються пігменти СЗК, причому найбільш довгохвильові хлорофіли знаходяться в реакційних центрах. Зворотний перехід енергії неможливий.

СЗК рослин розташований у мембранах тилакоїдів. У ціанобактерій основна його частина винесена за межі мембран у прикріплені до них фікобілісоми — паличкоподібні поліпептидно-пігментні комплекси, в яких знаходяться різні фікобіліни: на периферії фікоеритрини (з максимумом поглинання при 495—565 нм), за ними фікоціаніни (550—615 нм) і алофікоціаніни (610—670 нм), що послідовно передають енергію на хлорофіл а (680—700 нм) реакційного центру.



Основні складники електронно-транспортного ланцюжка

Фотосистема II

Фотосистема — сукупність СЗК, фотохімічного реакційного центру і переносників електрона. Світлозбиральний комплекс II містить 200 молекул хлорофілу а, 100 молекул хлорофілу b, 50 молекул каротиноїдів і 2 молекули феофітину. Реакційний центр фотосистеми II є пігмент-білковим комплексом, розташованим у тилакоїдних мембранах і оточеним СЗК. У ньому розташований димер хлорофілу а з максимумом поглинання при 680 нм (P680). На нього кінець-кінцем передається енергія кванта світла з СЗК, унаслідок чого один з електронів переходить у вищий енергетичний стан, зв'язок його з ядром ослаблюється, і збуджена молекула P680 стає сильним відновником ($E_0 = -0,7$ В).

P680 відновлює феофітин, надалі електрон переноситься на хінони, що входять у склад ФС II, і далі на пластохінони, транспортується у відновленій формі до b₆f-комплексу. Одна молекула пластохінона переносить 2 електрони і 2 протони, які беруться зі строми. Заповнення електронної вакансії в молекулі P680 відбувається коштом води. До складу ФС II входить водо-окиснювальний комплекс, що містить в активному центрі іони Мангану в кількості 4 штук. Для утворення однієї молекули кисню потрібно дві молекули води, що дають 4 електрони. Тому процес проводиться в 4 такти, і для його повного здійснення потрібно 4 кванти світла. Комплекс розташований з боку внутрішньотилакоїдного простору, і отримані 4 протони викидаються в нього.

Загальний підсумок роботи ФС II — це окислення 2 молекул води за допомогою 4 квантів світла з утворенням 4 протонів у внутрішньотилакоїдному просторі і 2 відновлених пластохінонів у мембрані.

b₆f-комплекс

b₆f-комплекс є насосом, що перекачує протони зі строми у внутрішньотилакоїдний простір і створює градієнт їхньої концентрації коштом енергії, що виділяється в окисно-відновних реакціях електронно-транспортного ланцюжка. 2 пластохінони забезпечують перекачування 4 протонів. Надалі трансмембранний протонний градієнт (рН строми близький до 8, а внутрішньотилакоїдного простору — до 5) використовується для синтезу АТФ трансмембранним ферментом АТФ-синтазою.

Фотосистема I

Світлозбиральний комплекс I містить приблизно 200 молекул хлорофілу.

У реакційному центрі першої фотосистеми знаходиться димер хлорофілу а з максимумом поглинання при 700 нм (P700). Після збудження квантом світла він відновлює первинний акцептор — хлорофіл а, той — вторинний (вітамін K1), після чого електрон передається на філохінон, від нього на ферредоксин, який і відновлює НАДФ за допомогою ферменту ферредоксин-НАДФ-редуктази. Білок пластоціанін, окиснений у b₆f-комплексі, доправляється в реакційний центр першої фотосистеми з боку внутрішньотилакоїдного простору й відновлює окиснений P700.

Темнова стадія

У темновій стадії за участю АТФ і НАДФН відбувається відновлення CO_2 до глюкози. Хоча світло не потрібне для здійснення цього процесу, воно бере участь у його регуляції.

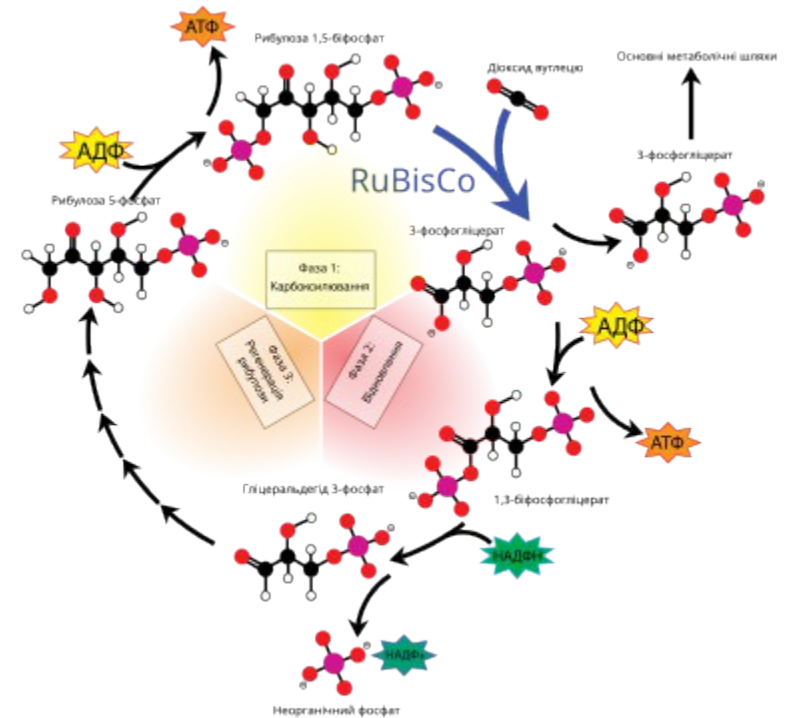
СЗ-фотосинтез, цикл Кальвіна

Цикл Кальвіна, або відновлювальний пентозо-фосфатний цикл, складається з трьох стадій:

- ❖ карбоксиляція;
- ❖ відновлення;
- ❖ регенерація акцептора CO_2 .

На першій стадії до рибулозо-1,5-бісфосфату приєднується CO_2 під дією ферменту рибулозобісфосфат-карбоксилаза/оксигенази (RuBisCo). Цей білок складає основну фракцію білків хлоропласта і, ймовірно, найбільш поширений фермент у природі. Унаслідок утворюється проміжне нестійке з'єднання, що розпадається на дві молекули 3-фосфогліцеринової кислоти (ФГК). У другій стадії ФГК у два етапи відновлюється. Спочатку вона фосфорилується АТФ під дією фосфогліцерокінази, потім НАДФН при дії триозофосфатдегідрогенази, її карбоксильна група окислюється до альдегідної, і вона стає вуглеводом (ФГА).

У третій стадії беруть участь 5 молекул ФГА, які через утворення 4-, 5-, 6- і 7-вуглецевих зв'язків об'єднуються в 3 5-вуглецевих рибулозо-1,5-бісфосфати, для чого необхідні 3 АТФ. Нарешті, дві ФГА необхідні для синтезу глюкози. Для утворення однієї молекули глюкози потрібно 6 обертів циклу, 6 CO_2 , 12 НАДФН і 18 АТФ.



C4-фотосинтез. САМ-фотосинтез

C4-фотосинтез, цикл Хетча — Слека — Карпілова

При низькій концентрації розчиненого в стромі CO_2 Rubisco каталізує реакцію окислення рибулезо-1,5-біфосфату і його розпад на 3-фосфогліцеринову кислоту і фосфогліколевую кислоту, яка вимушено використовується в процесі фотодихання. Для збільшення концентрації CO_2 рослини типу C4 змінили анатомію листка. Цикл Кальвіна в них локалізується в клітинах обкладання провідного пучка, в клітинах мезофілу ж під дією ФЕП-карбоксилази фосфоенолпіруват карбоксилюється з утворенням щавелевооцтової кислоти, яка перетворюється на малат або аспартат й направляється в клітини обкладання, де декарбоксилюється з утворенням пірувату, що повертається в клітини мезофілу.

C4-фотосинтез практично не супроводжується втратами рибулезо-1,5-біфосфату з циклу Кальвіна, тому ефективніший. Проте він вимагає не 18, а 30 АТФ на синтез 1 молекули глюкози. Це виправдовує себе в тропіках, де гарячий клімат вимагає тримати продихи закритими, що перешкоджає надходженню CO_2 в листок, а також при рудеральній життєвій стратегії.

САМ-фотосинтез

У САМ-фотосинтезі (*Crassulaceae acid metabolism*) відбувається розділення асиміляції CO_2 і циклу Кальвіна не в просторі, як у C4, а в часі. Уночі у вакуолях клітин по аналогічному описаному вище механізму при відкритих продихах накопичується малат, удень при закритих продихах іде цикл Кальвіна. Цей механізм дозволяє максимально економити воду, проте поступається в ефективності і C4, і C3. Він виправданий при стресолерантній життєвій стратегії.



Біологічне та екологічне значення фотосинтезу

Фотосинтез є одним з найфундаментальніших процесів на Землі, що сприяє підтримці життя. Фотосинтез є основним джерелом біологічної енергії, яку фотосинтезуючі автотрофи використовують для утворення органічних речовин з неорганічних. Гетеротрофи існують коштом енергії хімічних зв'язків, запасеної автотрофами, вивільняючи її в процесах аеробного й анаеробного дихання. Енергія, отримувана людством при спалюванні викопного палива (вугілля, нафта, природний газ, торф) та біопалива (біодизель, біогаз і біометан, біоетанол і біобутанол), також була запасена в процесі фотосинтезу.

Фотосинтез є головним методом залучення неорганічного вуглецю в біологічний цикл. Весь кисень атмосфери біогенного походження є побічним продуктом фотосинтезу. Формування кисневої атмосфери цілковито змінило стан земної поверхні, зробило можливою появу дихання, а надалі, після утворення озонового шару, дозволило життю вийти на сушу.

За своєю суттю фотосинтез — це процес, за допомогою якого зелені рослини, водорості й деякі бактерії перетворюють енергію світла на хімічну енергію, головним чином у формі глюкози, вивільняючи при цьому кисень як побічний продукт. У рослин цей процес відбувається в спеціалізованих органелах, які називаються хлоропластами, де пігмент хлорофіл поглинає світлову енергію та ініціює синтез органічних сполук з вуглекислого газу й води.

Отримана глюкоза служить основним джерелом енергії для рослин, стимулюючи їх ріст, розмноження й різноманітну метаболічну діяльність. Крім того, ця багата на енергію молекула формує основу харчового ланцюга, оскільки рослиноїдні тварини споживають рослини, передаючи цю накопичену енергію м'ясоїдним і всеїдним на всіх трофічних рівнях.

Фотосинтез відіграє незамінну роль у підтримці тонкого балансу екосистем Землі. Окрім виробництва кисню, необхідного для дихання, він регулює рівень вуглекислого газу в атмосфері, сприяючи декарбонізації і пом'якшуючи парниковий ефект, поглинаючи CO₂ з атмосфери. Ця ключова роль у кругообігу вуглецю сприяє стабілізації глобальних температур, зменшенню глобального потепління й пом'якшенню наслідків зміни клімату.[7][8] Заліснення[9], лісовідновлення[10] та біоенергетика з використанням технології уловлювання та зберігання вуглецю (BECCS)[11] є одними з основних методів зменшення рівня вуглекислого газу в атмосфері, і фотосинтез грає ключову роль у цих методах і технологіях.

Крім того, фотосинтез глибоко впливає на біорізноманіття, забезпечуючи основу харчових мереж. Він підтримує незліченну кількість організмів, які прямо чи опосередковано залежать від енергії, отриманої з рослин, сприяючи складним зв'язкам між видами й підтримуючи взаємозв'язок форм життя в екосистемах.