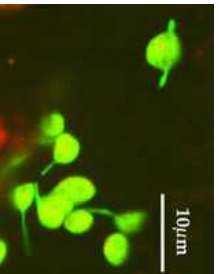
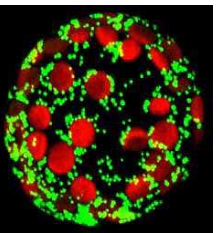


# Hloroplasti

## 13. tēma



### Hloroplastu novietojums

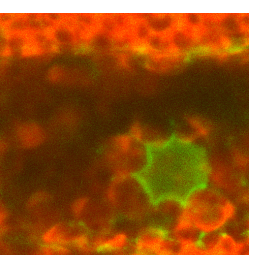
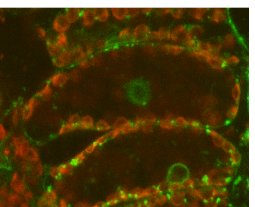
Hloroplasti un mitohondriji (hloroplasti sarkani).

Hloroplastu izaugumi (stromules), Tās savieno hloroplastus vienotā tīklā, transportē proteīnus, var transportēt pat DNS.

### Plastīdu veidi

Pazīst vairākus plastīdu veidus. Zemākajiem augiem un augstāko augu zaļajām daļām ir raksturīgi hloroplasti. Augstāko augu saknēs u.c. bezkrāsainajos audos var novērot leikoplastus. Augu krāsainajās daļās - ziedos, augļos, stumbriņā un saknēs - ir novērojami hromoplasti. Augstākajiem augļiem katrai plastīdu grupai ir savas funkcijas. Hloroplasti nodrošina visefektīvāko fotosintēzi, ATF taukskābju, aminoskābju un fitohormonu sintēzi, īslaicīgu ogļhidrātu un taukskābju uzkrāšanu. Hromoplasti veic nelielu fotosintēzi, taukskābju, ATF un fitohormonu sintēzi, rezerves ogļhidrātu un taukskābju uzkrāšanu. Leikoplasti nodrošina ogļhidrātu uzkrāšanu cietes formā un atpakaļ pārvešanu mazmolekulāros savienojumos, taukskābju, aminoskābju un ATF sintēzi.

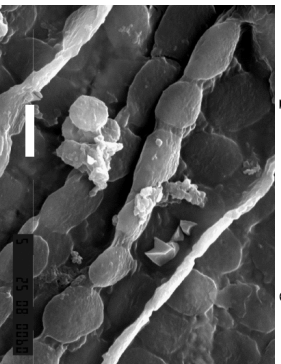
### Hloroplastu novietojums



Hloroplasti kortikālajā citoplazmā.

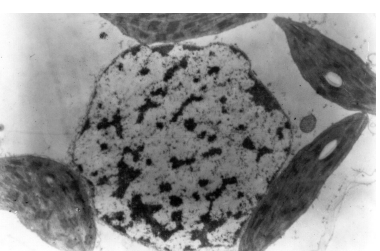
Hloroplasti ieskauj kodolu.

### Hloroplastu novietojums



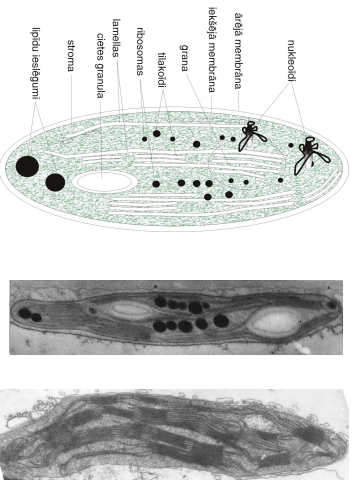
Hloroplasti ziedēņu parenhīzās šūnā. Skenējošais elektronu mikroskops. Iedaļas lielums 5 mikrometri.

### Hloroplastu novietojums

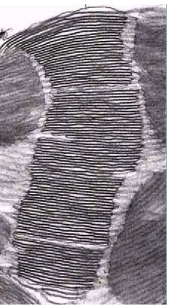
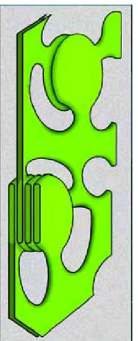


## Hloroplastu uzbūve

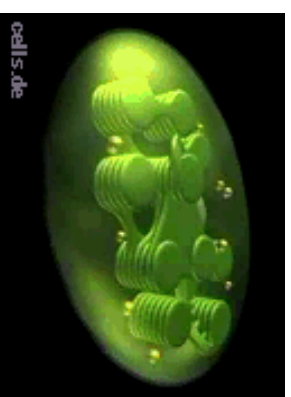
Plastīdas ietver divas apvalka membrānas, kas pēc savas uzbūves ir atšķirīgas. Plastīdu iekšējo vidi sauc par stromu. Stromā ir novērojami viens vai vairāki cietes graudi. Stromā atrodas arī plastoglobulas (elektronlīvi veidojumi, kas satur lipoproteīdus). Stromā var novērot ribosomas. Tās ir vairāk jaunām plastīdām un mazāk novecojošām plastīdām. Viena no būtiskākajām hloroplastu sistēmām ir iekšējo membrānu sistēma. To veido membrānu cisternu kaudzītes - granas - un dažāda garuma caurulītes, kas savieno granas - lamellas vai stromas tilakoidi. Katra grana sastāv no 3 - 20 cisternām, kuras sauc par tilakoidiem. Veicot specifisku iekrāsošanu, hloroplastos var novērot arī DNS. Tā daļēji atrodas nukleoidu formā un daļēji pavadienu formā.



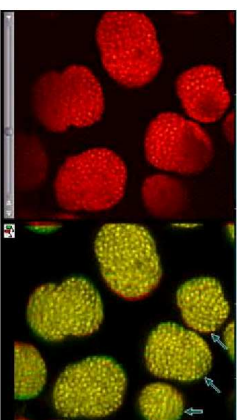
## Granu uzbūve un novietojums



Alocasia lapu hloroplasta granas ēnā un spilgtā apgaismojumā.



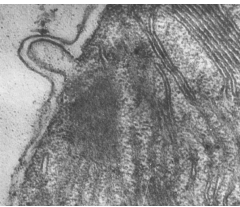
• [http://azolla.le.upflines/hloroplasto\\_3D.mov](http://azolla.le.upflines/hloroplasto_3D.mov)



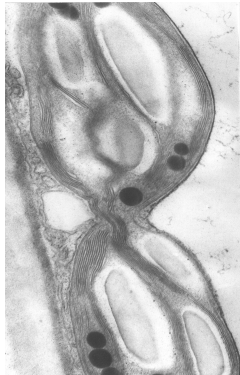
Granu novietojums hloroplastā

## Plastīdu dalīšanās

Hloroplasti bieži dalās ar dažādu mehānismu palīdzību: ar iezmaugu, kur hloroplasts sadalās dažāda lieluma daļās, un pumpurojoties, kur hloroplasts sadalās īpaši atšķirīgās daļās. Dalīšanos ar iezmaugu uzskata par vistipiskāko hloroplastu dalīšanās mehānismu. Dalīšanās sākas ar hloroplasta izstiepšanos. Tad tā centrālajā daļā veidojas sašaurinājums - iezmauga. Hloroplastus kuriem ir redzama iezmauga sauc par hantelveida hloroplastiem. Hloroplasta sašaurināšanās šajā zonā turpinās, līdz atdalās abi meitohloroplasti. Dalīšanās laiks ir atkarīgs no šūnu tipa un apkārtējās vides apstākļiem. Parasti tas ilgst apmēram divas stundas. Hloroplastu sašaurināšanos un atdalīšanos nodrošina citoplazmas citoskeleta

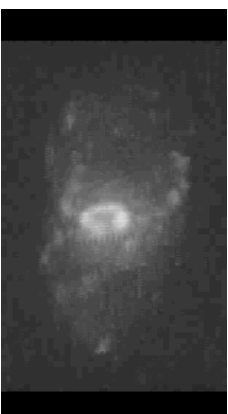


Hloroplasta pumpurošanās.



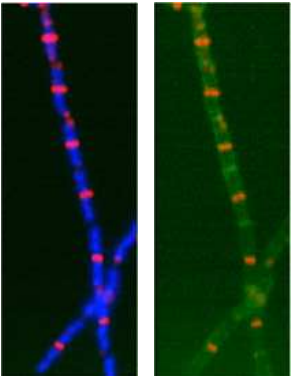
Hanel veida hloroplasts.

Plastīdu dalīšanos nodrošina prokariotiem līdzīgas olbaltumvielas FtsZ1 un FtsZ2. Šis olbaltumvielas veido gredzenvēida struktūru, kura pārdala plastīdu. Tās ir piesaistītas membrānu olbaltumvielu kompleksam, kurš ir atbildīgs par dalīšanos.



<http://www.plantbiology.msu.edu/images/stories/young/video1.mov>

## FtsZ olbaltumvielas prokariotu šūnā

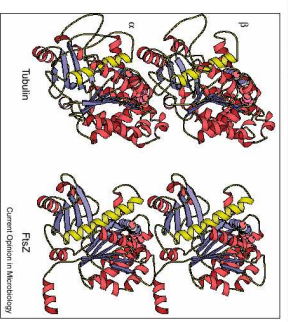


FtsZ novietojums eksponenciāli augošās *B. subtilis* šūnās.

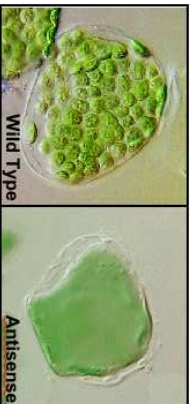
FtsZ-sarkans, nukleotīdi (DNS) - zili, šūnas sienīņa - zaļa.

## FtsZ olbaltumvielas prokariotu šūnā

- FtsZ ir tubulīnu dimēram līdzīga olbaltumviela. Tā ir sastopama pie baktēriju šūnu sienīņas un kopā ar citām olbaltumvielām. Pie sienīņas izveidojas gredzenvēida struktūra, kura nodrošina sienīņas pārdalīšanu.
- Šī olbaltumviela ir atrodama hloroplastos, bet nav novērota mitohondrijos.



## Plastīdu dalīšanās



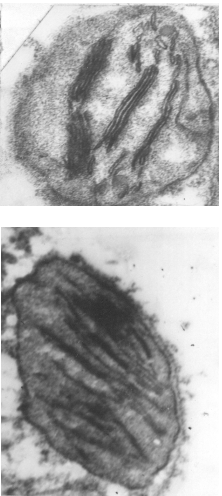
Chloroplasts in single leaf cells from wild type and FtsZ1 antisense plants

<http://www.plantbiology.msu.edu/osteryoung.shtml>

## Plastīdu attīstība (bioģenēze)

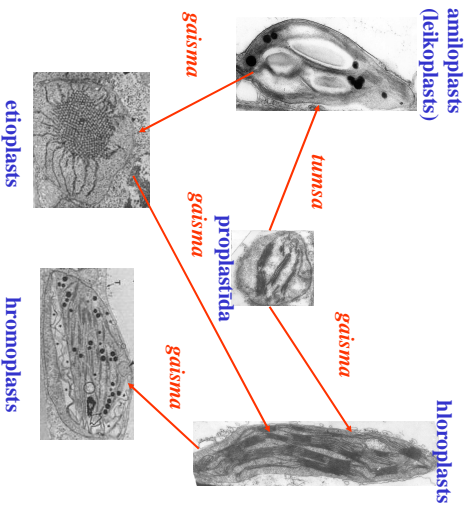
Atkarībā no pastādas atrašanās vietas organismā, ir iespējami dažādi plastīdu attīstības varianti. Plastīdu attīstību ietekmē arī gaismas vai tumšas klātbūtne. Embriogēnēzes sākumā plastīdas veidojas no iniciatorķermenīšiem. Tie ir ar dubultu apvalka membrānu klātas vezikulas, kuru izmērs ir apmēram 0,1 μm. Tie veidojas, plastīdām pumpurojoties. Tālākajā attīstības gaitā iniciatorķermenīšu lielums palielinās un izveidojas apmēram 2 μm garas proplastīdas. Proplastīdām ir ļoti tumša strroma, t.i., tās satur daudz olbaltumvielas un ribosomas, bet tām nav iekšējās tīlakoīdu membrānas.



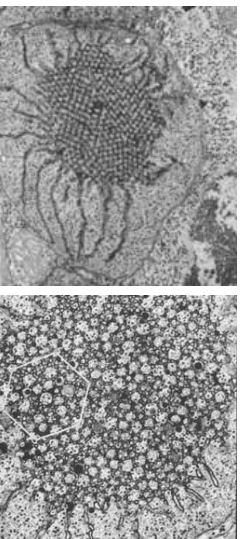


Proplastīdās pakāpeniski veido tilakoīdu membrānas.

Ja proplastīdas attīstās gaismā, tad sākas atsevišķu iekšējās apvalka membrānas zonu ieliekšanās. Tas dod sākumu tilakoīdu membrānām. Paralēli šajā laikā membrānās protohlorofilis pārveidojas par hlorofilu. Plastīdu lielums parasti šajā laikā palielinās. Kad plastīdā ir pilnībā izveidota iekšējo membrānu sistēma, to sauc par hloroplastu. Ja proplastīda attīstās tumsā, tad novērojama vienīgi tilpuma palielināšanās un veidojas leikoplasti. Tie ir bezkrāsainas plastīdas, kurām nav attīstīta iekšējo membrānu sistēma. Šāda attīstība ir sākums novietotajām plastīdām vai arī tumsā augošu lapu plastīdām.



Ja kartupeļu bumbuļus vai tumsā augušas lapas sāk apgaismot, tad plastīdās parādās prolamellārais ķermenis. No tā pēc zināma laika zvaigzņveidā atiet jaunās tilakoīdu membrānas. Vēl pēc zināma laika ir izveidojies hloroplasts. Stresa vai novecošanas apstākļos hloroplastos pastiprināti uzkrājas ciete un noārdās tilakoīdu membrānas. Līdz ar to hloroplasti pārvēršas par leikoplastiem līdzīgām plastīdām.



## Prolamellārais ķermenis

[www.cds.umn.edu/class/spring2007/pbio/5414/plastidpics.html](http://www.cds.umn.edu/class/spring2007/pbio/5414/plastidpics.html)

Ontogēnēzes gaitā hloroplastu skaits lapā pakāpeniski samazinās. Daļēji to nosaka autofāģija. Savukārt pārējiem hloroplastiem var daļēji noārdīties tilakoīdu membrānas un hlorofilis, bet stromā, plastoglobulās un tilakoīdos sāk uzkrāties citi pigmenti. Tā rezultātā mainās plastīdu krāsa. Plastīdas, kuru membrānas maz satur hlorofilu, bet daudz satur citus pigmentus, tiek sauktas par hromoplastiem. Hromoplasti ziedu, lapu un augļu gadījumā ir pedējie plastīdu pārstāvji.



## Hloroplastu genoms

Hloroplastu genoms : kopējais DNS daudzums sastāda līdz 15% no šūnas DNS. Spirāātu mezofīlā, piemēram, ir 100 reizes vairāk DNS kā epidermas šūnās. Hloroplasta genomu veido dažāda garuma molekulas. Līdz 40% sastāda 35-50 μm gara gredzenveida molekula. Pārējo genoma daļu veido 1-30 μm garas gredzenveida vai līnijveida molekulas. Vidējais molekulas garums ir apmēram 100 000 - 400 000 bp. Tās ir apmēram tikpat lielas kā augu mitochondriju DNS molekulas.

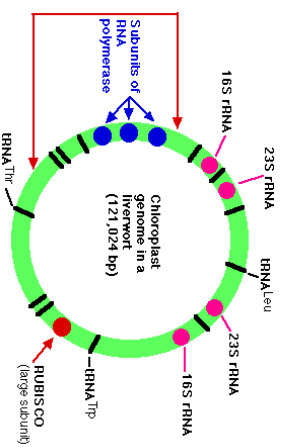
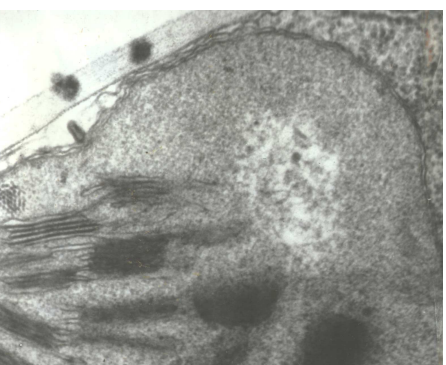


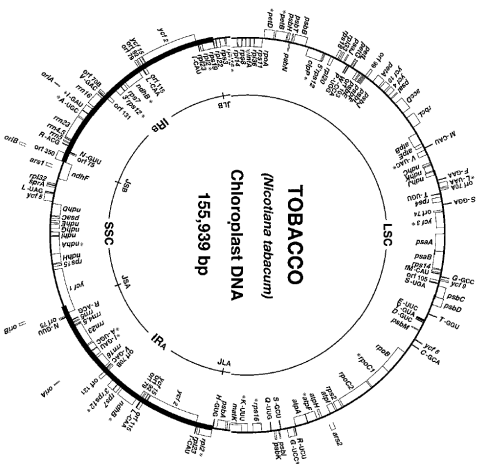
Hloroplastu nukleoīdi.  
www.rhsk.cam.ac.uk

## Sauszemes augu hloroplastu genoms

1. 4 rRNS.
2. 30-31 tRNAS.
3. 20 ribosomālie proteīni.
4. 4 RNS polimerāzes subvienības.
5. 28 tilakoīdu proteīni.
6. Ribulozes 1,5-bifosfāta karboksilāzēs subvienība.
7. 30-40 citas olbaltumvielas (NADH dehidrogenāzes subvienības, ATFāzes subvienības, elektronu pārnēsēšanas ķēdes olbaltumvielu subvienības u.c.).

Vienā hloroplastā var būt vairākas DNS molekulas Hloroplastu genoms ir poliploīds. Zinot hloroplastu DNS daudzumu šūnā un molekulas vidējo garumu, var aprēķināt DNS molekulu skaitu hloroplastā. Tie satur 20-40 DNS molekulas uz organelu. Spirāātu neizveidotās mezofīla šūnās ir apmēram 50 DNS kopiju, diferencētās - 500. Lielākā daļa no DNS molekulām atrodas superspiralizētā stāvoklī un veido nukleoīdus. Tās apņem vairākas olbaltumvielas, veidojot fibrillas ar diametru 20-30 nm. Var veidoties arī lielāka diametra rozņveidīgas struktūras un kompakti nukleoīdi. Var novērot atšķirības šo olbaltumvielu daudzumā un sastāvā, salīdzinot vienas sugas leikoplastus, hloroplastus un hromoplastus. DNS ir vai nu piestiprināta pie iekšējās membrānas - proplastīdās, vai arī pie tilakoīdu membrānām.





## Kodola loma hloroplastu biogēnēzē

Abu organelļu genomu loma parādās gadījumos, kad ir vērojama funkcionāla neatbilstība. To panāk, krustojot radniecīgi attāļas sugas. Šādi hibrīdāle pēcnācēji ir iegūti, krustojot *Oenothera hooveri* ar *Oenothera muricata*. *Oenothera* ģinīti plastīdas manto pa mātes un tēva līniju. Ja mātes augs ir *Oenothera hooveri*, tad izveidojas dziļotspējīgs krustojums ar dzeltenu lapu krāsu. Ja mātes augs ir *Oenothera muricata*, tad krustojumam ir zaļa lapu krāsa ar atsevišķiem dzelteniem plankumiem. Plankumainību nosaka apstākļi, ka ar putekšņiem atnestās proplastīdas nespēj veidot hlorofilu hibrīdā kodola genoma klātbūtnē. Taču šo plastīdu eliminācija nenotiek. F<sub>2</sub> paaudzē, pašapputekšņešanās rezultātā, plastīdas parādās kombinācijā ar savien homozigotajiem kodola ģenēm. Kodola un plastīdu genoma disharmonija noved pie tilakoīdu diferenciācijas traucējumiem un

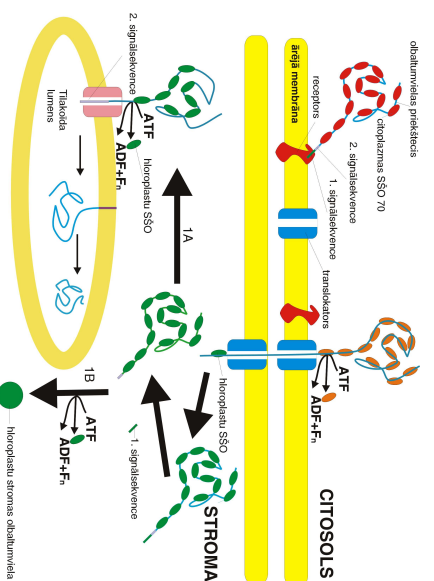
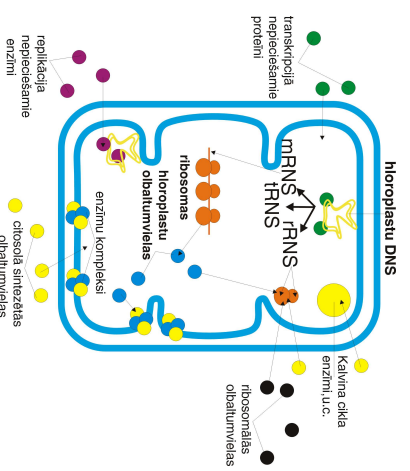
## Olbaltumvielu imports hloroplastos

Olbaltumvielu imports hloroplastos ir ļoti līdzīgs olbaltumvielu importam mitohondrijos. Tomēr arī šeit ir vairākas atšķirības. Līdzīgi kā mitohondriju gadījumā, transportējamām olbaltumvielām ir divi signāļpeptīdi. Šie signāļpeptīdi ir raksturīgi tikai hloroplastiem. Pirmais no tiem ļauj pievienot olbaltumvielu pie hloroplasta ārējās membrānas receptora. Pēc tam notiek olbaltumvielas translokācija cauri abām apvalka membrānām. Līdzīgi kā mitohondrijiem, šeit tiek patērēta ATF enerģija.

## Hloroplastu DNS replikācija, transkripcija un translācija

Hloroplastu DNS funkcionāle aspekti ir daudz mazāk pētīti kā prokariotu, eikariotu kodolu un dzīvnieku mitohondriālā genoma gadījumos. Konstatēts, ka replikāciju un transkripciju veic tikai plastīdām raksturīgas DNS un RNS polimerāzes. Transkripcijas un replikācijas faktorus kodē kodola ģenoms.

Translāciju veic hloroplastu ribosomas. To funkcionālo aktivitāti regulē līdzīgi kā prokariotu ribosomās. Ribosomu sedimentācijas konstante atšķirībā no eikariotu citoplazmas ribosomām ir apmēram 70S. Ribosomas atšķiras arī ar polipeptīdu sastāvu un to molekūlmasa ir mazāki nekā citoplazmas ribosomās. Eikariotisko šūnu citoplazmā ribosomām ir 75 - 100 polipeptīdi un to molekūlmasa ir no 10 līdz 104 kDa, bet hloroplastos ir no 35 - 42 polipeptīdiem ar molekulāro masu no 4.7 līdz 60



Kad olbaltumviela ir nokļuvusi strumā, tad signāla peptidāze atdala pirmo signālopeptīdu. Otrais signālopeptīds palīdz olbaltumvielu iekļaut tilakoīdu membrānā vai arī transportēt tilakoīda iekšienē. Pēc olbaltumvielas nokļūšanas gala punktā, signāla peptidāze atdala arī otro signālopeptīdu. Otrais signālopeptīds var būt mainīgs atkarībā no transportējamās vietas. Šie signālopeptīdi ir līdzīgi hloroplastos sintezēto olbaltumvielu signālopeptīdiem.

Daļu no transporta procesiem caur iekšējo membrānu nosaka gaisma, jo gaisma izraisa protonu pārvietošanos no stromas tilakoīdos. Līdz ar to stroma kļūst bāziskāka. Tomēr to daļēji kompensē magnija jonu pārveidošanās no tilakoīdiem strumā un lipīdos šķīstošo organisko skābju difūzija. Dažos gadījumos protonus var eksportēt no stromas starpmembrānu telpā. To var izskaidrot ar divām hipotēzām. Notiek tiešs protonu transports caur iekšējo membrānu no stromas starpmembrānu telpā. Taču to neveic izmantojot ATFāzes, kā tas ir citu organelu membrānās. Otra hipotēze apgalvo, ka protoni no sākuma tiek importēti tilakoīdos un pēc tam, izmantojot hipotētiskus kanālus, kas saista tilakoīdu telpu ar starpmembrānu telpu, nonāk starpmembrānu telpā.

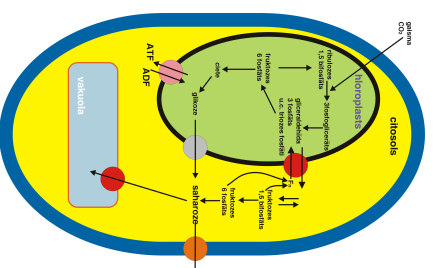
## Fosfāta translokators

Tie sastāda 15% no iekšējās apvalka membrānas olbaltumvielu daudzuma. Tas ir divvirzienu translokators, un katrai eksportētai molekulai vienmēr atbilst viena importēta neorganiskais fosfors, 3-fostoglicerāts, glicer aldehīda fosfāts. Translokatoru neizmanto pentozes un heksozes fosfāta transportam. Taču caur to tiek transportēti sulfāti un sulfīti.

## Metabolītu transports starp hloroplastiem un citosolu

Hloroplastus norobežo divas membrānas, no kurām ārējā membrāna ir caurlaidīga lielām molekulām, kā saharozei vai nukleotīdiem. To nosaka ārējās membrānas poras. Šīs poras izveido porīnu tipu olbaltumvielas. Hloroplastos šīs poras ir samērā lielas, salīdzinot ar baktērijām un mitohondrijiem. Tās ļauj transportēt molekulas, kuru izmēri nepārsniedz 10 000 D. Iekšējā membrāna tāpēc darbojas kā osmotiskā barjera starp citoplazmu un hloroplastu stromu. Transporta atšķirības nosaka arī dažādaļais membrānu lipīdu sastāvs.

Hloroplastu iekšējā membrānā atrodas daudzi specifiski vielu translokācija kompleksu. Daļa no tiem var nodrošināt vienvirziena transportu, bet vairums prasa divvirzienu metabolītu apmaiņu.





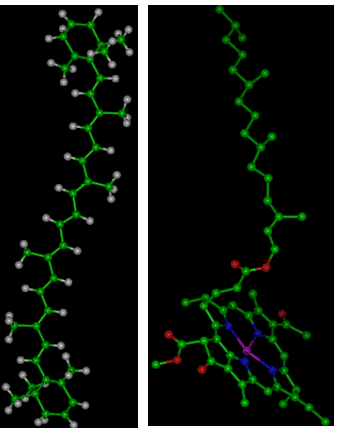
## Fotosintēze un oglekļa fiksācija

Fotosintēze ir process, kurā gaismas enerģija tiek izmantota, lai ražotu organiskās vielas, ATF un skābekli. Visas fotosintēzē notiekošās ķīmiskās reakcijas var iedalīt divās grupās. Pirmajā grupā ietilpst ķīmiskās reakcijas, kuru norisei ir nepieciešama gaismas enerģija. Tās sauc par fotosintēzes *gaismas reakcijām*. Tur tiek radīts elektroķīmiskais gradients, kas nodrošina ATF sintēzi. Gaismas reakcijās oksidē arī un izveidojas molekulārais skābeklis. Šīs reakcijas notiek hloroplastu tilakoīdu membrānās. Otrajā grupā ietilpst ķīmiskās reakcijas, kuru norisei ir nepieciešamas gaismas reakcijās radītās vielas. Tās sauc par *fotosintēzes tumšas reakcijām*. Tās var notikt gan gaismā, gan tumsā. Fotosintēzes tumšas reakcijas notiek stromā. Stromā esošais NADPH un ATF tiek izmantots, lai apvienotu CO<sub>2</sub> molekulas, veidojot

## Fotosistēmu uzbūve un gaismas reakcijas

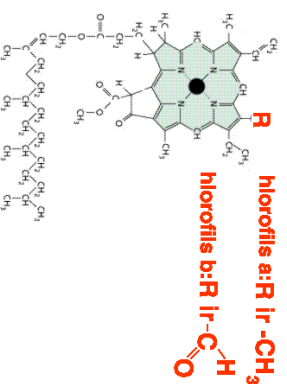
Fotosintēzes gaismas reakcijas notiek tilakoīdu membrānās, kur pigmentu molekulas absorbē gaismas kvantus un izdala elektronus, kuri tiek tālāk pārnesti pa elektronu transporta ķēdi. Pigmentu molekulas ir apvienotas līeļās grupās, kuras sauc par *antenu kompleksiem*. Antenas kompleksā atrodas triju veidu pigmenti - *hlorofils*, *ksantofils* un *karotinoīdi*. Dažādi pigmenti atšķirīgi absorbē gaismu. Antenu kompleksa olbaltumvielas daļa ir viena no tipiskākajām tilakoīdu membrānu sastāvdaļām un sastāda apmēram 30% no kopējā olbaltumvielu daudzuma tilakoīdos.

## Hlorofils un karotīns

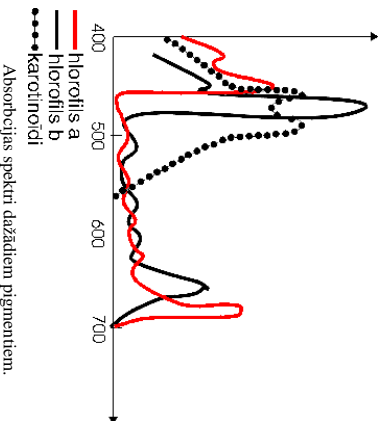


Karotīna molekulas modelis.

## Hlorofils a un b

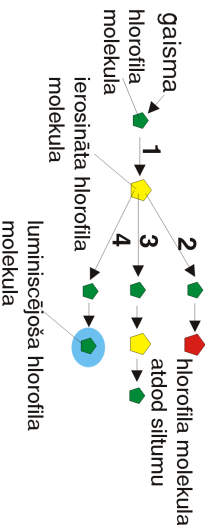


## Gaismas absorbcija



Hlorofila molekula spēj absorbēt gaismas fotonus. Tas liek hlorofila molekulai pāriet ierosinātā stāvoklī. Šajā gadījumā gaismas kvanta enerģija tiek izmantota, lai hlorofila molekulā elektrons pārietu uz tālāku orbitāli. Sāds stāvoklis ir nestabils. Hlorofila molekulās šī enerģija var arī izdalīties siltuma vai gaismas veidā. Gaismu var redzēt kā luminiscenci. Enerģiju var nodot arī blakus esošajām hlorofila molekulām.

## Hlorofila gaismas absorbcija



Hlorofila molekulu izmaiņas gaismas enerģijas rezultātā: 1-gaismas enerģija ierosina hlorofila molekulu, 2-gaismas enerģija izdalās siltuma veidā, 3-gaismas enerģija tiek nodota citai hlorofila molekulai, 4-gaismas enerģija izdalās luminescences veidā.

## Reakciju centrs

Reakciju centrā ir vairāki simti hlorofila molekulu. Tas ļauj ierosinātajai molekulai nodot enerģiju kaimiņu molekulai. Tas ir visraksturīgākais veids, kā notiek hlorofila molekulu atgriešanās neierosinātā stāvoklī. Molekulu, kas pievieno elektronu, sauc par elektronu akceptoru. Savukārt trūkstošo zemāka enerģētiskā līmeņa elektronu var saņemt no citas molekulas. Molekulu, kas atdod elektronu, sauc par elektronu donoru. Elektronu pārvietošanās notiek, līdz tas sasniedz fotoķīmisko reakciju centrā novietotās hlorofila molekulas.

Reakciju centram blakus atrodas elektronu donora un elektronu akceptora molekulas. Visas šīs daļas kopā veido kompleksu, ko sauc par fotosistēmu. Augos izšķir divu veidu fotosistēmas.

**Fotosistēmas I/reakciju centrs** ir olbaltumvielu komplekss, kura centrā atrodas hlorofila molekulas. Par elektronu donoru tur izmanto ūdens molekulas, bet zlaigļu gadījumā -

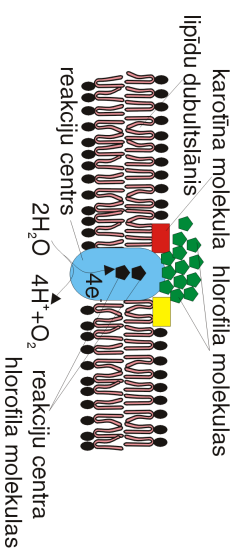
**Reakciju centrā** atrodas mangāna molekulu komplekss. Tur pievieno 2 ūdens molekulas, kas tiek sadalītas par  $O_2$ ,  $4H^+$  un  $4e^-$ . Pie mangāna pievienojas  $4H^+$  un  $4e^-$ . Pakāpeniski pa vienam atbrīvojas ūdeņradis un elektroni. Ūdeņražā joni nonāk tilakoidu lūmenā, bet elektroni pie hlorofila molekulām. Skābeklis difundē caur membrānām un izklūst apkārtējā vidē.  $H^+$  izmanto, lai veidotu ATF un NADPH.

## Kauca efekts

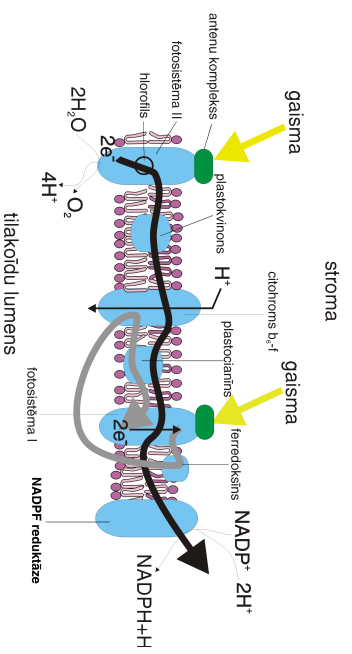
- Labajā pusē redzama normāla lapa, bet otrajā pusē lapa pēc apstrādes ar diuronu. Tas bloķē elektronu pārnēsī elektronu pārnēsēšanas ķēdē (pie  $Q_A$ )
- Labajā pusē pavājinās fluorescēnce, jo gaismas enerģija tiek izmantota fotosintēzei.



<http://www.life.utmc.edu/govindjee/movskunsky.html>



## Elektronu transporta shēma



## Gaismas atkarīgās reakcijas

gaismas-riņķis  
<http://www.ica.uimg.br/prodablig/upo6/Photosynthesis/reacoes/035F7.MOV>

Elektronu pārvietošanās rezultātā izveidotais red.-oks. potenciāls tiek izmantots, lai pārvietotu H<sup>+</sup> no stromas uz lumenu. Izveidotais protonu gradients, līdzīgi kā mitohondrijos, tiek izmantots ATF sintēzei ATFāzes kompleksā. No katrēm 2 elektroniem, ko dod vienas ūdens molekulas sadalīšana, izveidojas viena ATF un viena NADPH molekula. Šo procesu sauc par *neciklisko fotosforilāciju*.

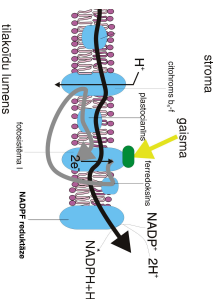
NADPH var veidot arī, izmantojot gaismas enerģiju, ko saņem fotosistēmas I antenu kompleks. Atšķirībā no fotosistēmas II, tā nesadalā ūdens molekulas.

## Cikliskais elektronu transports

**Cikliskajā fotosforilācijā** piedalās tikai fotosistēma I.

Tajā veidojas ATF, nerāžojot O<sub>2</sub> un NADH.

Šajā procesā elektroni no fotosistēmas I reakciju centra tiek transportēti uz ferredoksīna molekulu.



Savukārt tā transportē elektronus uz fotosistēmu I, plastocianīnu un b<sub>6</sub>-f kompleksu. Fotosistēma II ir novietota uz tilakoidu membrānām grānu iekšpusē. Fotosistēma I atrodas uz tilakoidu membrānām grānu ārpusē vai uz lamellām.

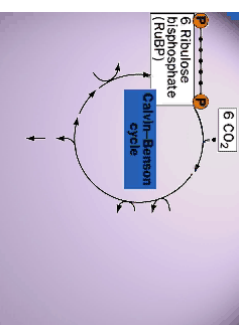
## Necikliskais elektronu transports

Ja fotonus uztver fotosistēmas II antenu komplekss, tad elektroni tiek transportēti caur elektronu transporta ķēdi un nodrošina ATF un NADPH izveidošanos. Šajā procesā elektrons nonāk pie stiprāka elektronu donora - plastokinona molekulas. No tās tas pārvietojas uz citohromu b<sub>6</sub>-f kompleksu, kas atgādina mitohondriju citohromu kompleksu. b<sub>6</sub>-f komplekss kalpo kā sūkņis, kas transportē elektronus no tilakoidu lumena stromā. Elektroni no b<sub>6</sub>-f kompleksa tiek nodoti plastocianīna molekulai. Tā atgādina mitohondriālo ubikinona molekulu. Tālāk elektroni sasniedz fotosistēmu I. Tur tiem ir nepieciešama papildus enerģija, lai tālāk pārvietotos uz ferredoksīna molekulu. No turienes elektroni pārvietojas uz NADP<sup>+</sup>-reduktāzes kompleksu.

## Gaismas reakciju sumārāis vienādojums



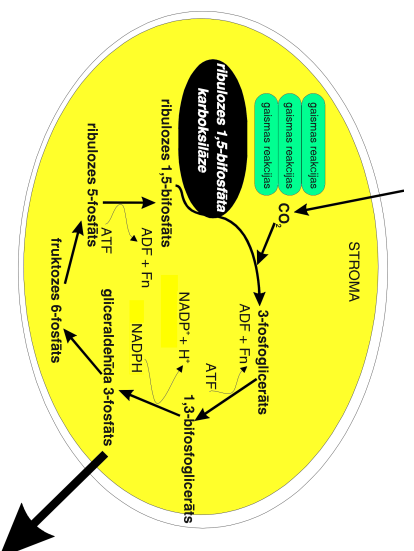
## Kalvina cikls



• <http://ntranel.siu.edu/~mbmb/EMB%20531%20Schm%2001.html>



Fotosintēzes tumsas reakcijās no atmosfēras tiek saistīta ogļskābē gāze, kura tālāk tiek pārveidota par cukuriem, taukskābēm vai aminoskābēm. Visām fotosintēzes tumsas reakcijām ir kopīga sākuma daļa, jeb ogļekļa fiksācija. Pirmā reakcija ir CO<sub>2</sub> molekulu piesaistīšana *ribulozes 1,5-bifosfāta* molekulām. No šī kompleksa atšķēlas ūdens molekula un izveidojas divas *3-fosfoglicerāta* molekulas. To cauc par ogļekļa fiksācijas reakciju. Šo reakciju katalizē liels (apmēram 500 kD) enzimatīss komplekss *ribulozes 1,5-bifosfāta karboksilāze*. CO<sub>2</sub> pievienošana *ribulozes 1,5-bifosfāta* molekulai neprasa enerģijas patēriņu. Savukārt tālākā *ribulozes 1,5-bifosfāta* molekulu atjaunošana prasa gan ATF enerģiju, gan NADPH reducēšanu. Ķīmisko reakciju ciklu, sākot ar CO<sub>2</sub> fiksāciju un beidzot ar *ribulozes 1,5-bifosfāta* atjaunošanu, sauc par *Kalvina ciklu*.



## Kalvina cikla produkti

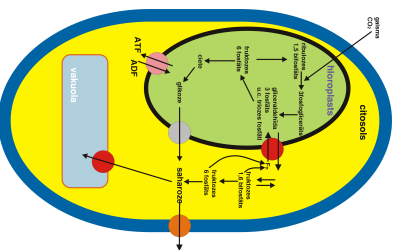
Lielākā daļa no *glicerāldehīda 3-fosfāta* molekulām tiek eksportētas no hloroplasta citoplazmā, izmantojot specifisku transportatoru. Tur tās parasti tiek pārveistas par galveno fotosintēzējošo šūnu eksporta produktu - *saharozī*. Tomēr daļa no *glicerāldehīda 3-fosfāta* molekulām var palikt hloroplastos un pārveidoties par cieti, *taukskābēm* vai *amioskābēm*, kas vēlāk atkal var veidot mazmolekulārus savienojumus un nokļūt citoplazmā.

Kalvina cikla summārais vienādojums ir sekojošs:



Šajā reakcijā trīs *ribulozes 1,5-bifosfāta* molekulas piesaista 3 CO<sub>2</sub> molekulas un izveidojas sešas *3-fosfoglicerāta* molekulas. Tālākajās reakcijās tiek pakāpeniski atjaunotas trīs *ribulozes 1,5-bifosfāta* molekulas un izveidojas viena *glicerāldehīda 3-fosfāta* molekula. Vienas CO<sub>2</sub> molekulas pārvešana prasa trīs ATF molekulas un divas NADPH molekulas.

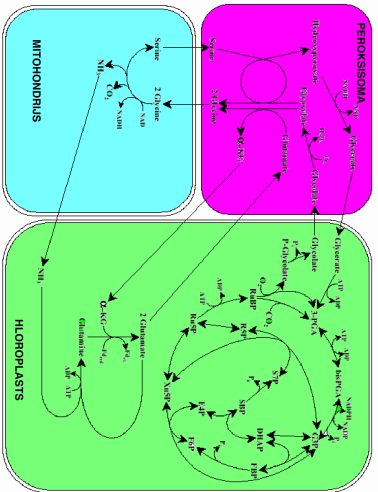
## Fotosintēzes produktu transports



## Cietes veidošanās

Ciete uzkrājas cietes granulās. Hloroplastu stromā *glicerāldehīda 3-fosfāts* tiek pārveirts par glikozes 1-fosfātu. To izmanto kā substrātu cukura nukleotīda *ADF-glikozes* veidošanai. Savukārt šis savienojums ir cietes priekštecis. Ciete var veidoties kā amiloze, vai kā amilopektīns. Uzkrājumu veidošanās hloroplastos notiek tādēļ, ka ogļekļa fiksācijas reakcijas parasti notiek ātrāk, nekā *glicerāldehīda 3-fosfāta* eksports un pārveidošanās par saharozī. Cietes uzkrāšanās parasti notiek dienā, bet cietes sadalīšanās un eksports notiek naktī. Protams, atkarībā no vides apstākļiem, šeit var būt lielas atšķirības.

## Fotoelpošana



Fotosintēzes procesā ribulozes 1,5-bifosfāts var pievienot arī skābekli. Tad hloroplastos izveidojas fosfoglikolāta molekulas. Stromas enzīmi to defosforlē un pārvērš par glikolātu. Glikolāts tiek transportēts ārā no hloroplastiem. Tas iekļūst peroksisomās un tur to pārvērš par glioksilātu. Glioksilātu tālāk var pārvērst par aminoskābi glicīnu, kuru tālāk transportē uz mitohondrijiem un pārvērš par serīnu. Šajā procesā izdalās CO<sub>2</sub>. Dažos augos fotorespirācijā aiziet pat 50% no gaismas enerģijas.



## C4 fotosintēze

Sītos un mitros apstākļos augošām augu sugām izveidojies atšķirīgs tumsas reakciju veids. To mezofīla šūnu hloroplasti atgādina C3 augu hloroplastus. Savukārt tām blakus ir sīetstobru šūnas. To hloroplastiem ir daudz lamellu, bet nav granu. Mezofīla šūnu citosolā ir enzīms fosfenolpiruvāta karboksilāze. Tas 3 C atomus saturošajam fosfenolpiruvātam pievieno CO<sub>2</sub> un izveidojas oksaloacetāts. Šī reakcija neprasa enerģijas patēriņu. Tālāk, reducējot NADPH par NADP<sup>+</sup>, izveidojas malāts. To transportē uz sīetstobru šūnām. Tur malāts atdala CO<sub>2</sub> un pārvēršas par piruvātu, reducējot NADPH par NADP<sup>+</sup>. Tā rezultātā šūnās izveidojas augsta koncentrācija CO<sub>2</sub>. CO<sub>2</sub> tālāk izmanto Kalvina ciklā.

Atbrīvotais piruvāts tiek transportēts atpakaļ uz mezofīla šūnām. Tur, hidratizējot 2 ATF molekulas, reģenerē fosfenolpiruvātu.

## mezofīla šūna sīetstobru šūna

