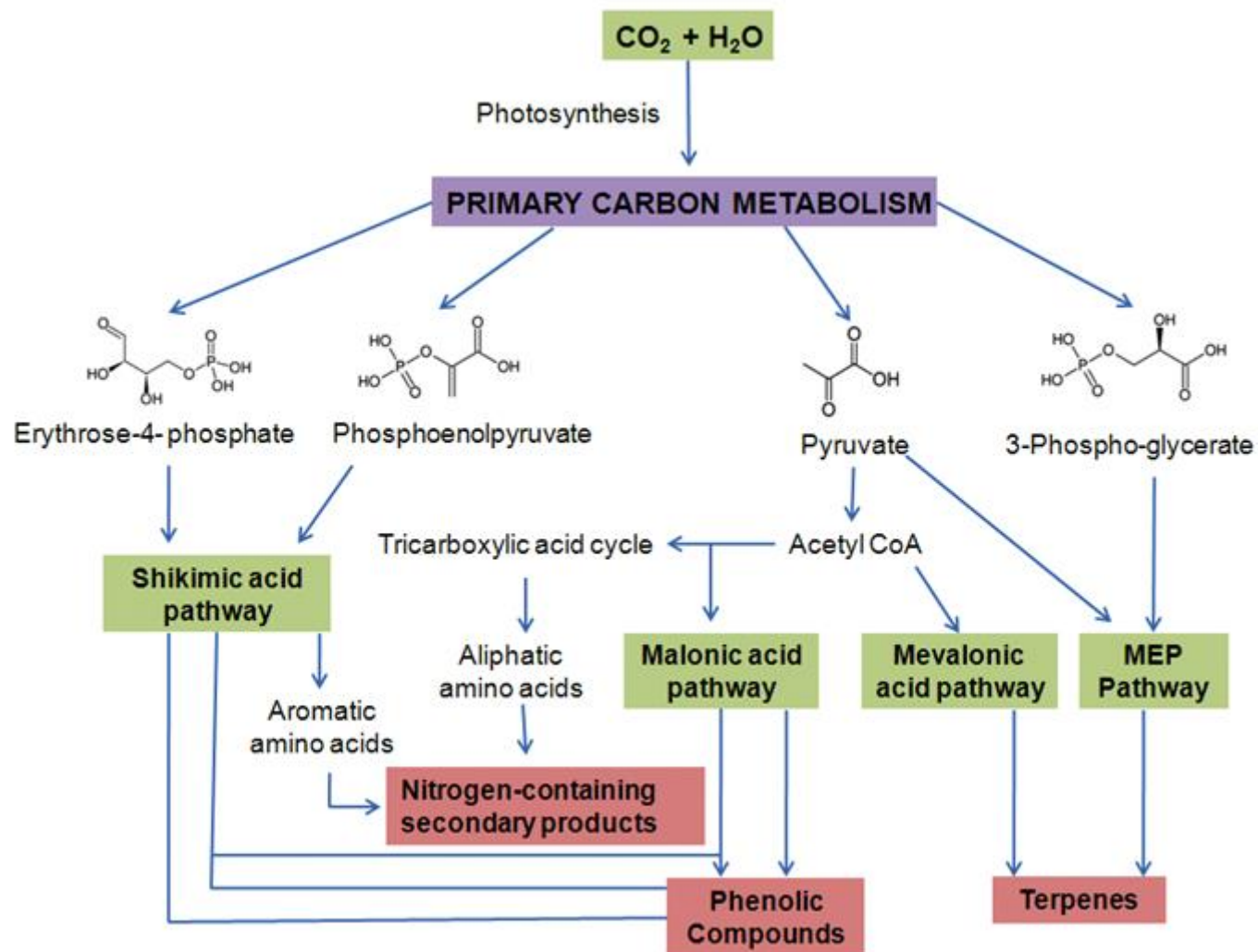


Vybrané kapitoly z fyziologie a biochemie rostlin

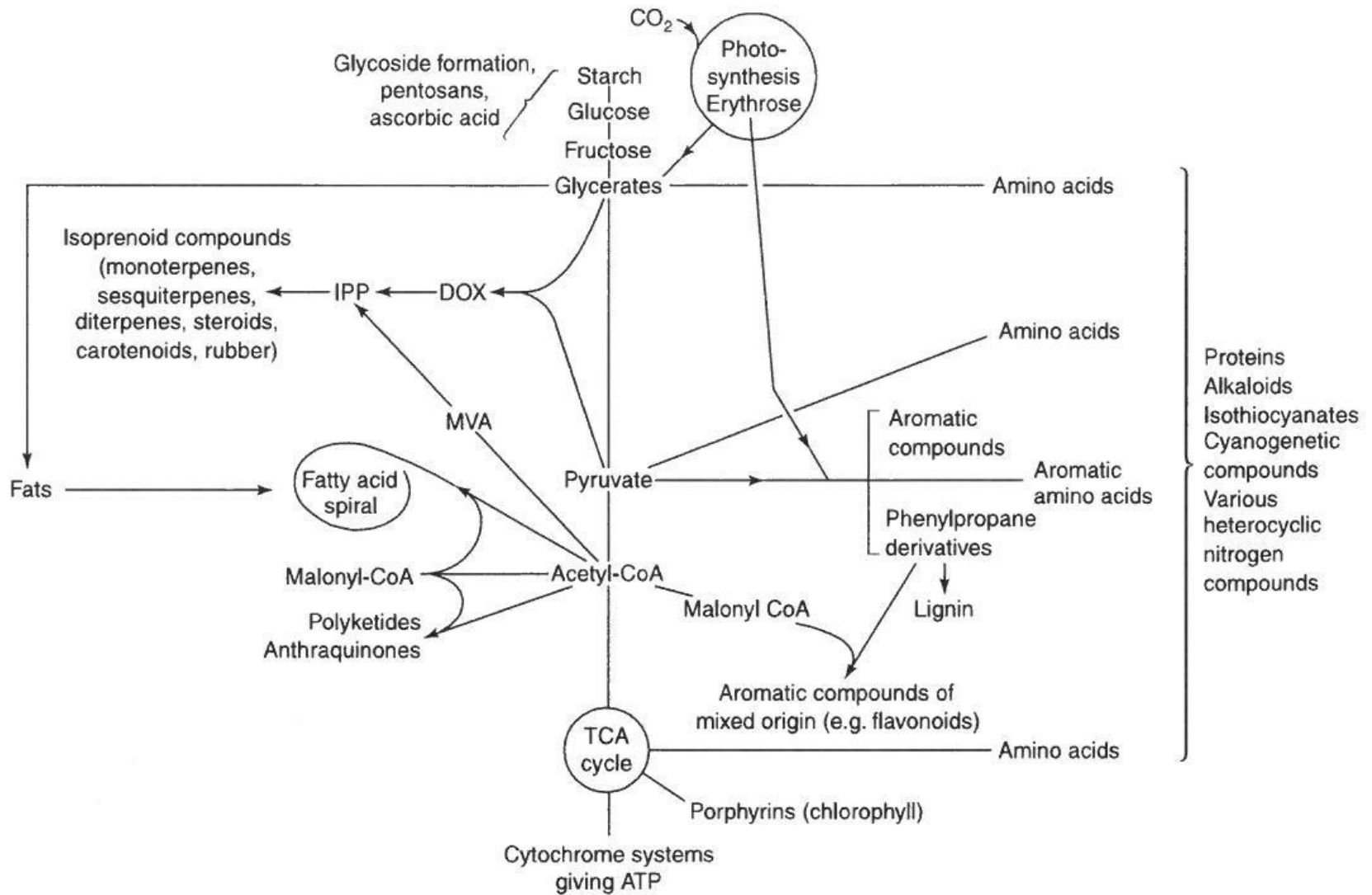
- Primární a sekundární metabolismus
- Fotosyntéza
 - C3, C4, CAM rostliny
 - Dýchání rostlin
- Biogeneze farmaceuticky významných sekundárních metabolitů
 - Alkaloidy
 - Isoprenoidy
 - Fenolické sloučeniny
 - Glykosidy
- Fytohormony

- přírodní látka – produkt primárního, ale zejména sekundárního metabolismu rostlin
- primární metabolismus - fotosyntéza

C_3 rostliny C_4 rostliny, CAM	}	rozdílný způsob fixace CO_2
---------------------------------------	---	-------------------------------
- **primární metabolity** - v každé rostlinné buňce → zajišťují všechny základní životní procesy
- nízkomolekulární produkty: glykolýzy (fruktosa, glyceraldehyd-3-fosfát, fosfoenolpyruvát, pyruvát, acetát)
- Krebsova cyklu (citrát, sukcinát, malonát a jiné)
- pentosového cyklu (erythrosa-4-fosfát, ribosa-5-fosfát)
- glutamátového cyklu (arginin, tryptofan, histidin atd.)
- AMK cesty kyseliny asparagové (threonin, methionin, lysin, isoleucin) → klíčové body větvení prim. metabolismu



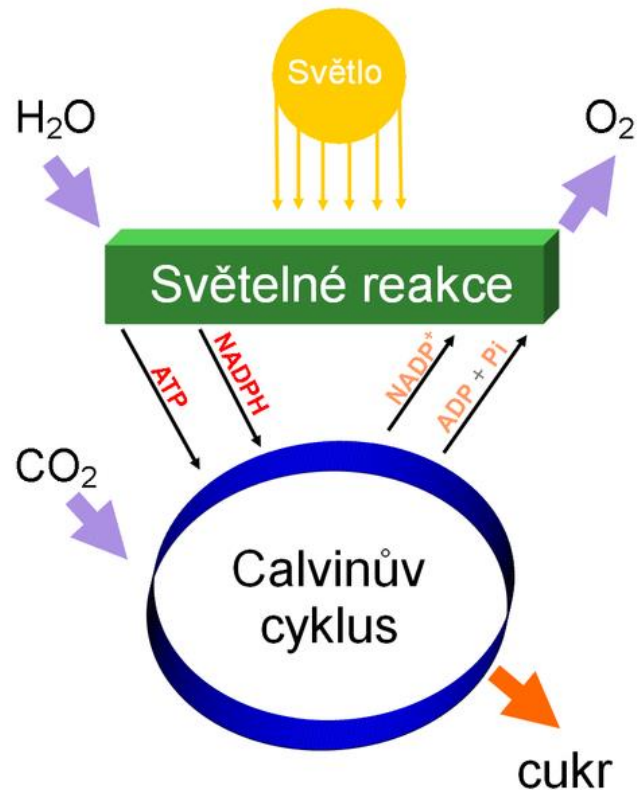
Hlavní metabolické cesty uplatňující se v biosyntéze sekundárních metabolitů



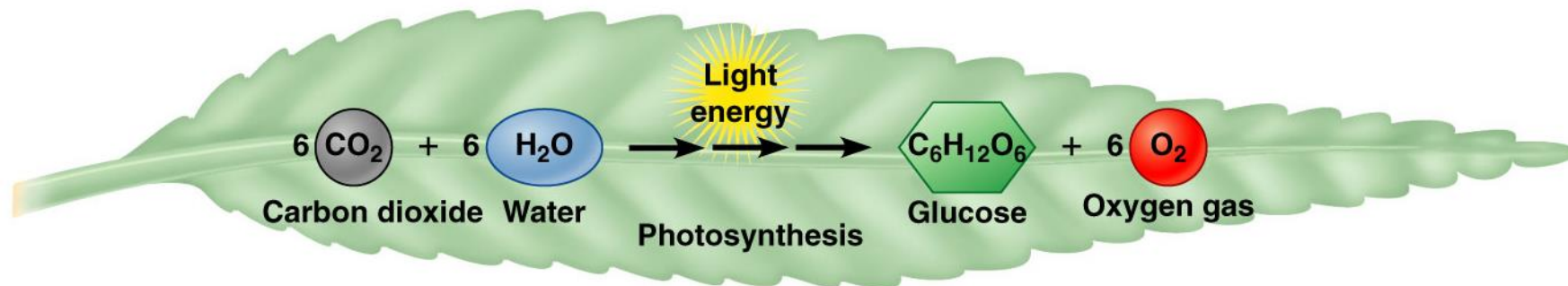
- rostliny otevřené systémy – dochází k trvalé výměně hmot, energie a informací s okolím
- metabolické přeměny v rostlinách - anabolické - výstavba struktur
 - katabolické – odbourávání a rozklad
- většina rostlin autotrofní organizmy - fotoautotrofní výživa - fixace energie záření v procesech fotosyntézy
- při fotosyntéze: za využití světelné energie štěpení H_2O (uvolnění kyslíku), asimilace $CO_2 \rightarrow$ sacharidy – rozvod do všech částí rostliny, uskladnění, substrát pro respiraci
- respirace: sacharidy přeměněny, štěpení, uvolnění CO_2 , za spotřeby O_2 uvolnění H_2O ; především zdroj energie ve formě ATP – transport látek, metabolické reakce, růst, rozmnožování buněk

Fotosyntéza

- proces při kterém je CO_2 zabudován do organické sloučeniny, především sacharidů a je při něm využívána světelná energie (chemicky: převedení uhlíku z nejvíce oxidované formy o nejnižší energii - CO_2 na redukovaný materiál o vysoké energii – sacharidy)
- světelná energie je přeměněná na energii chemickou

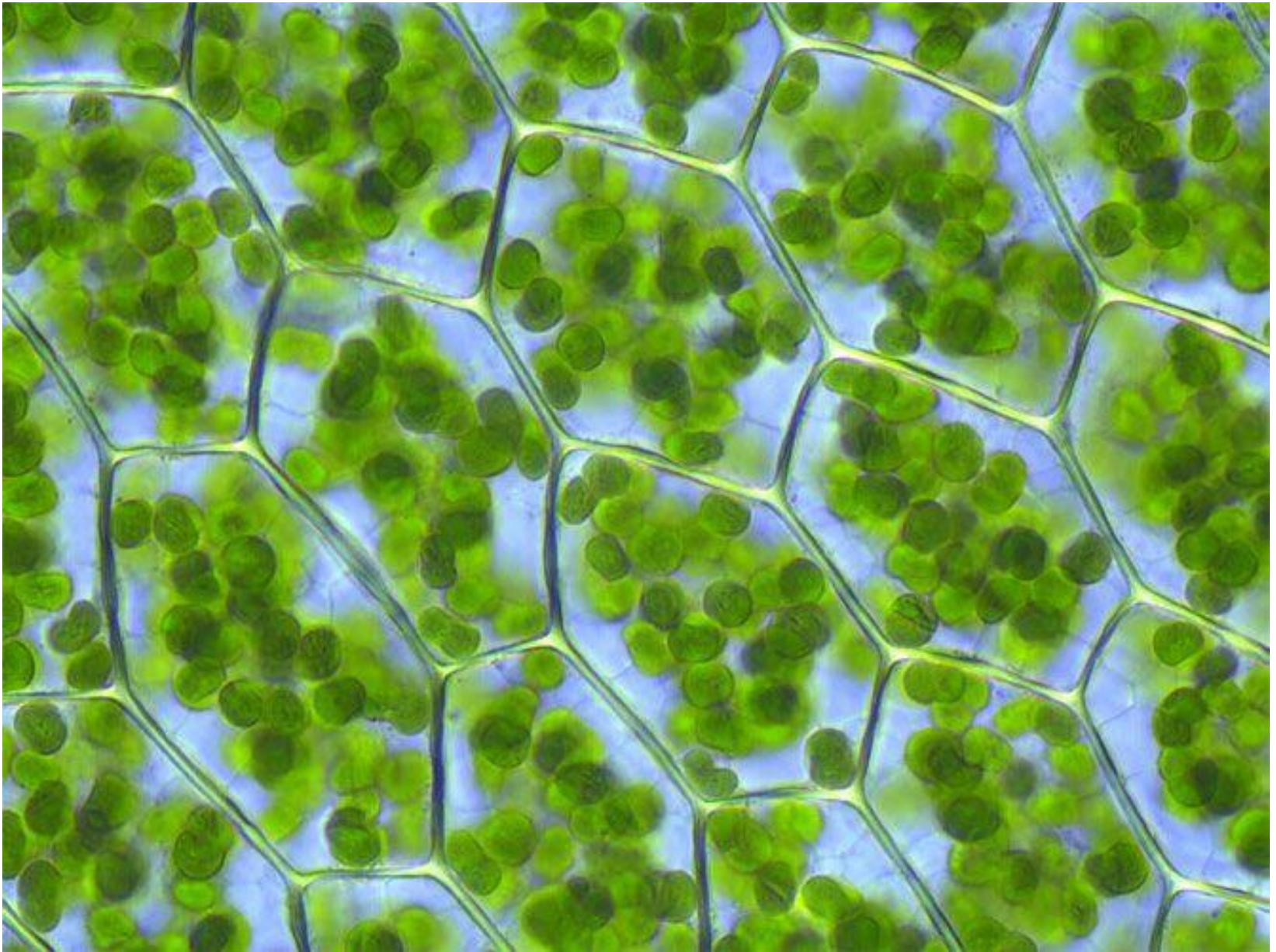


- fotosyntetizující organismy: zelené rostliny, některé druhy bakterií, hnědé řasy, zelené řasy
- několikastupňový proces
- probíhá v chloroplastech zelených rostlin a dalších organismů
- 2 fáze - **světelná fáze** - získání energie pro další děje, rozklad vody (fotolýza vody), uvolnění kyslíku
 - **temná fáze** - zabudování CO_2 do molekul cukrů
 - využívána energie získaná ve světelné fázi
- vnější faktory důležité pro průběh fotosyntézy: světlo, teplo, voda, koncentrace CO_2 ve vzduchu
- oxygenní fotosyntéza
- anoxygenní fotosyntéza – nevzniká kyslík; sulfan, organické kyseliny

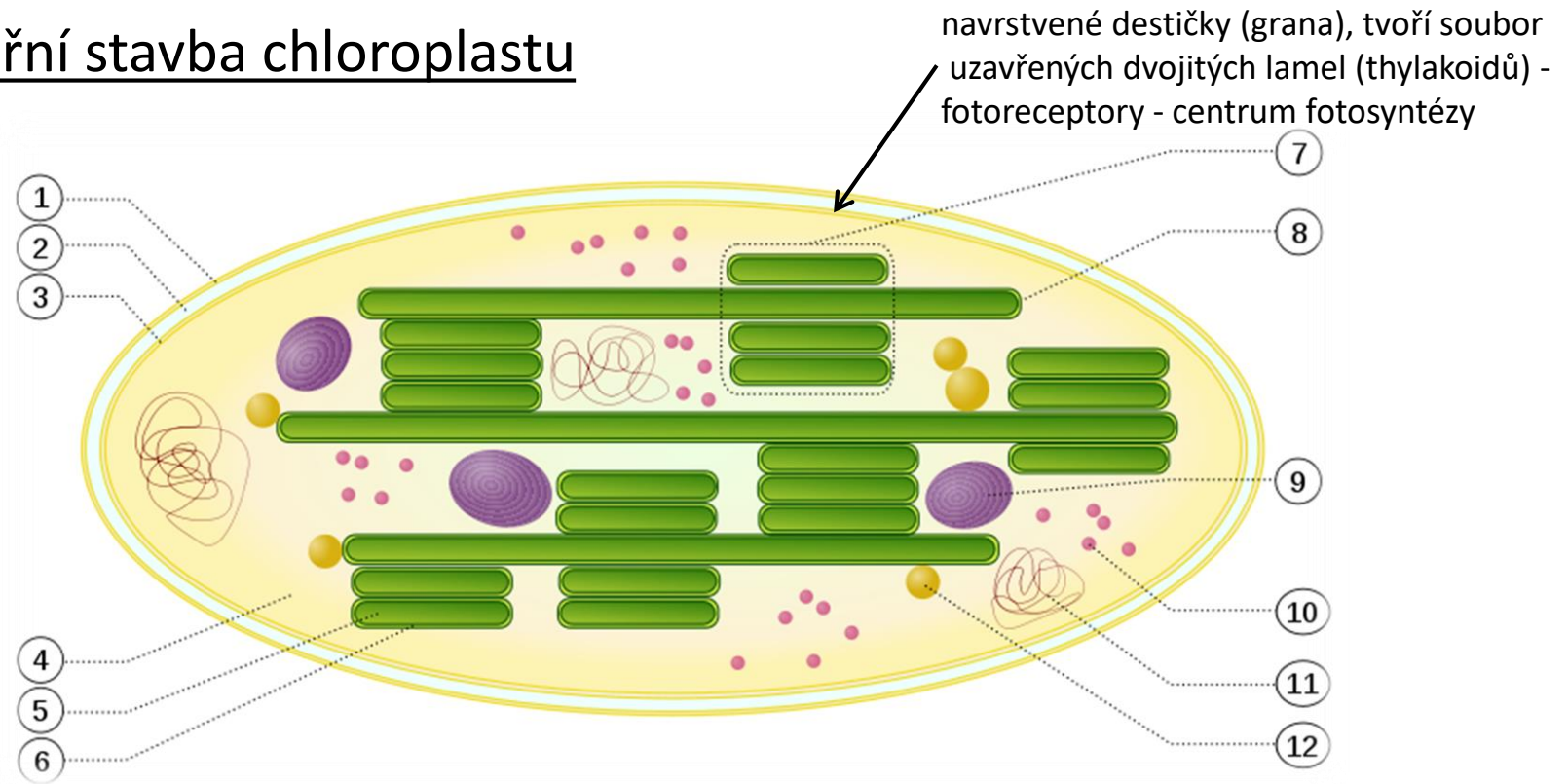


Fotosyntetické struktury

- Listy – nejvýznamnější morfologická struktura adaptovaná pro zabezpečení procesů fotosyntézy
 - přizpůsobeny k maximální absorpci slunečního záření
- Chloroplasty
- Fotosyntetické pigmenty – chlorofyly, fykobiliny, karotenoidy
 - list – 70 mil buněk – 5×10^9 chloroplastů – každá asi 600 mil. molekul chlorofylu



Vnitřní stavba chloroplastu

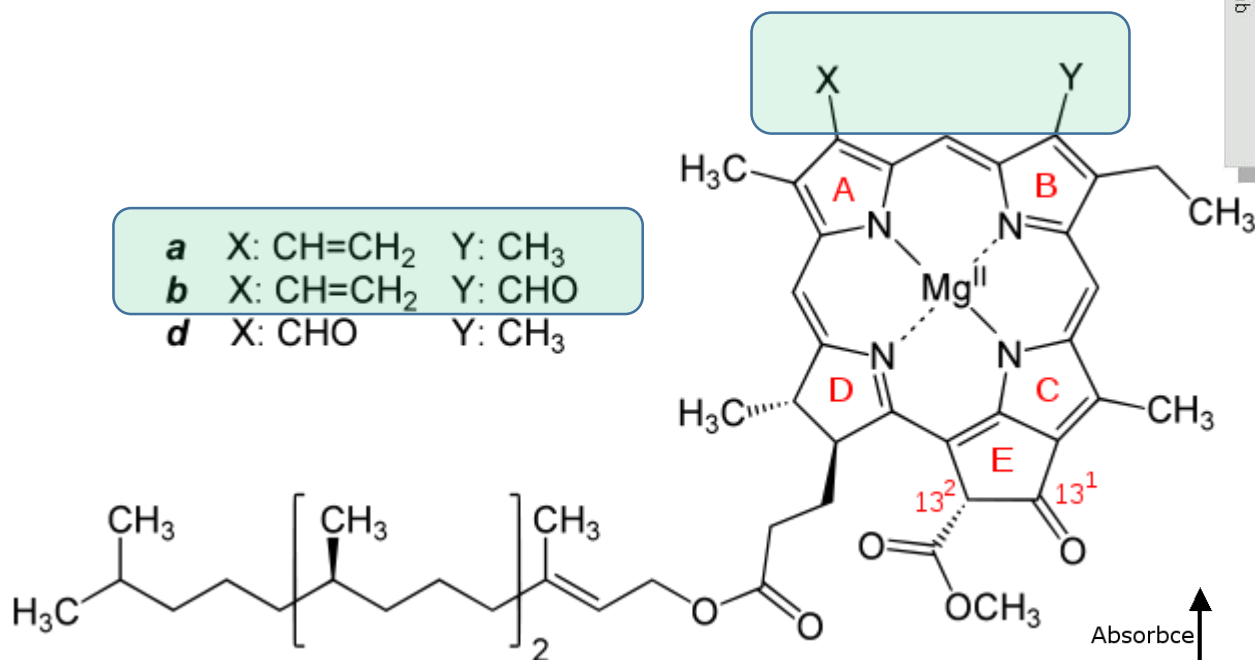
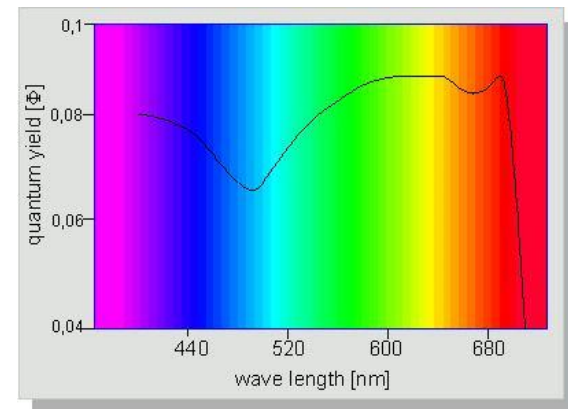


1. outer membrane
2. intermembrane space
3. inner membrane (1+2+3: envelope)
4. stroma (aqueous fluid)
5. thylakoid lumen
6. thylakoid membrane

7. granum (stacks of thylakoids)
8. thylakoid (lamella)
9. starch
10. ribosome
11. plastidial DNA
12. plastoglobule (drop of lipids)

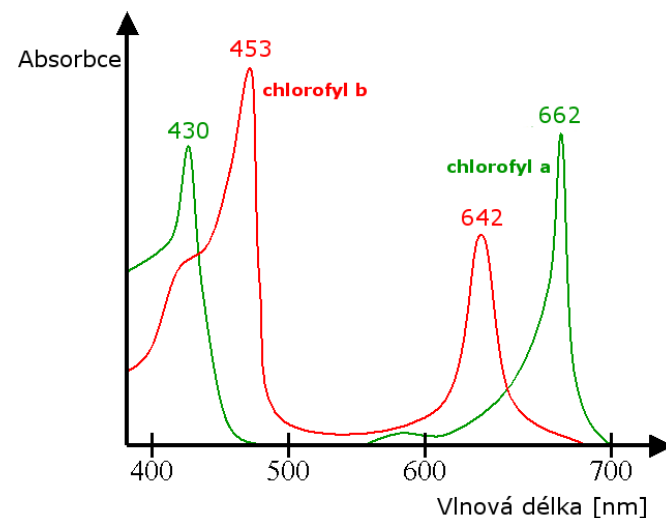
Fotoreceptory – chlorofyly a, b – substituované tetrapyrroly

- chlorofyl *a* nezbytný pro vlastní přeměnu energie



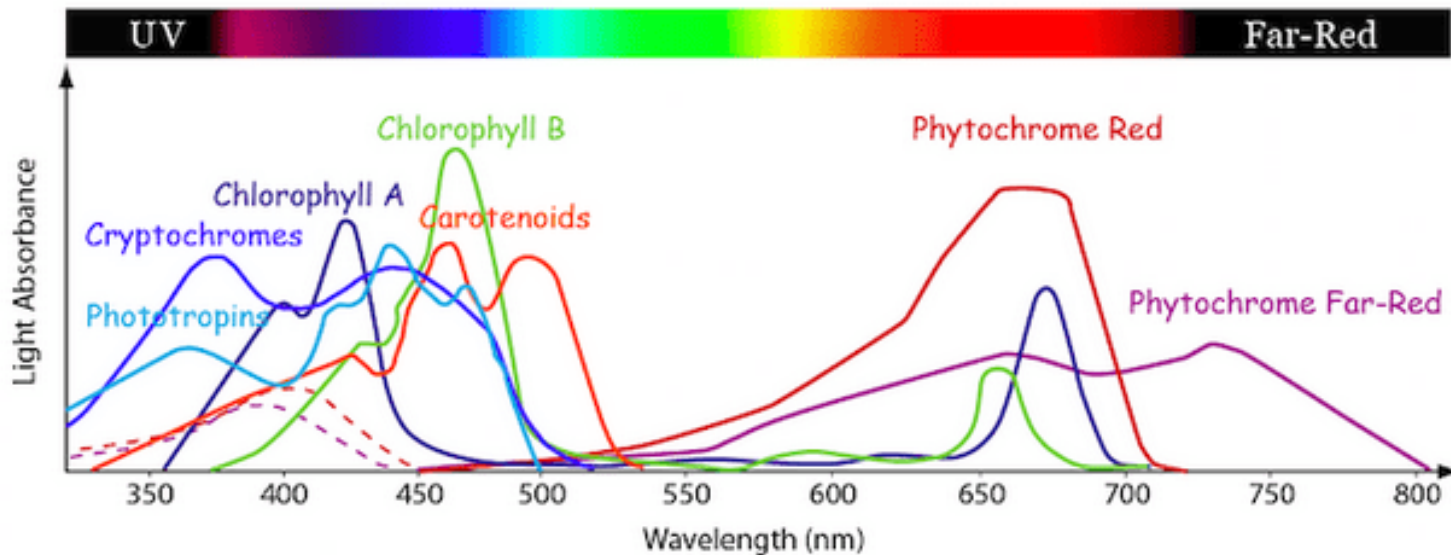
a	X: CH=CH ₂	Y: CH ₃
b	X: CH=CH ₂	Y: CHO
d	X: CHO	Y: CH ₃

a modrozelený
b žlutozelený



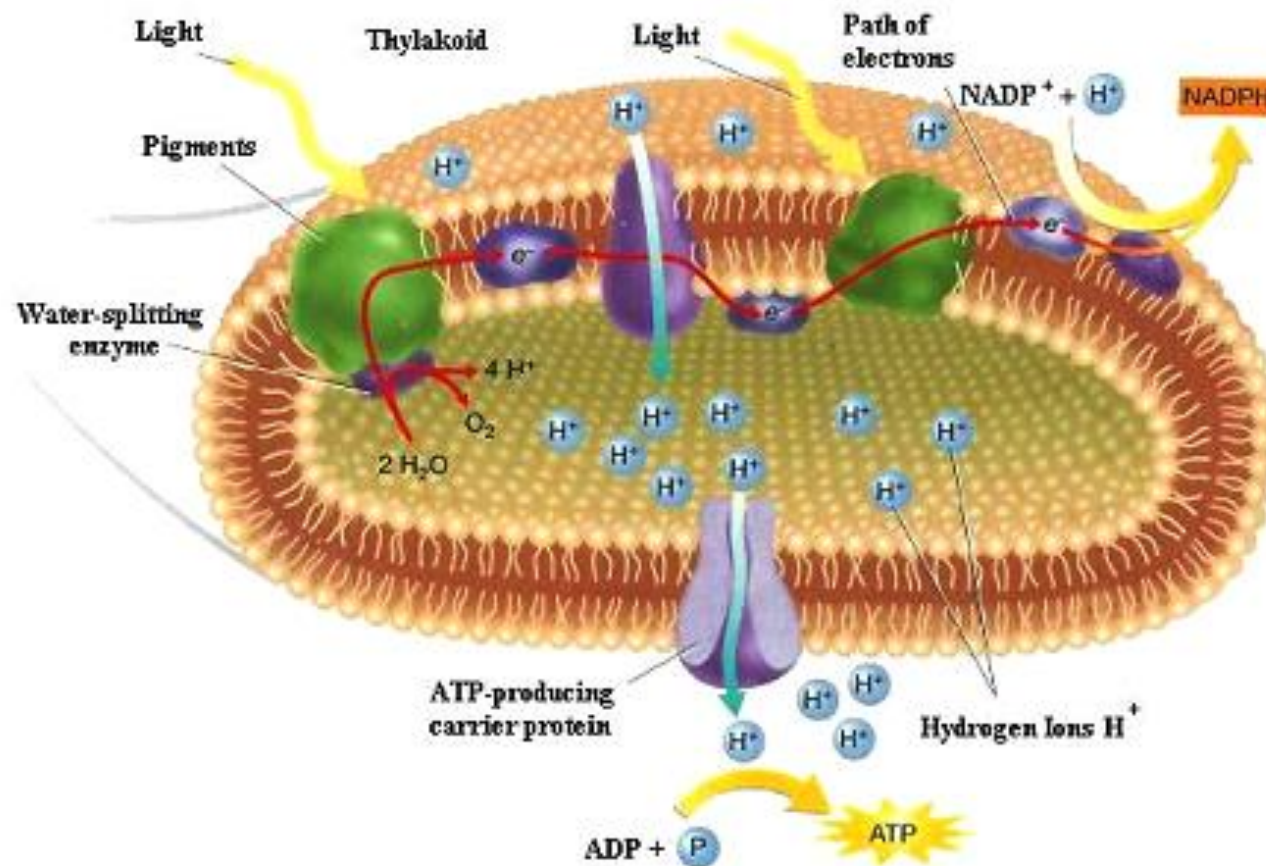
Různá barviva absorbují různou část světelného spektra.

- ostatní pigmenty – pomocná fce (zachycují dopadající kvanta záření, energie excitovaného stavu předávána na chlorofyl *a*)
- fykobiliny – doprovodné pigmenty u sinic (Cyanophyta), ruduch (Rhodophyta) – deriváty karotenoidů



- všechna fotosyntetická barviva lokalizována v membránách chloroplastů

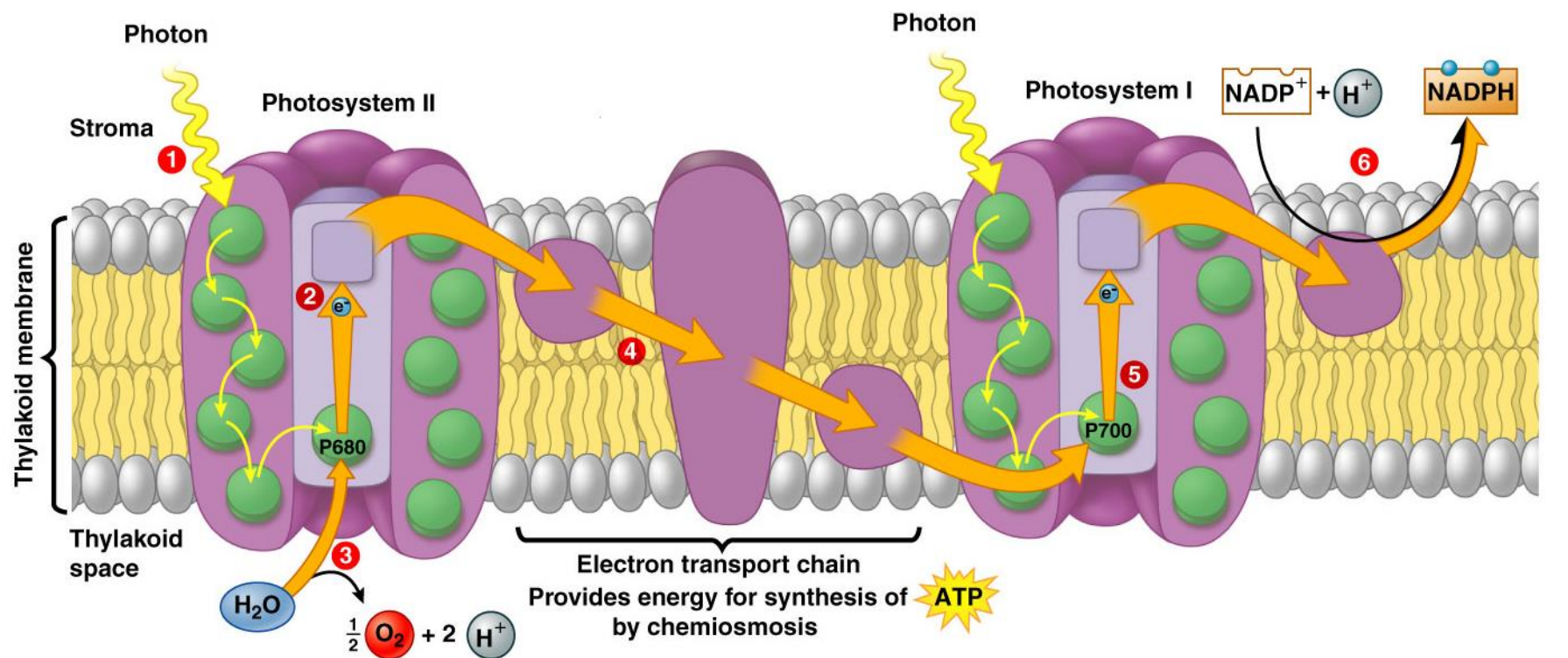
- Membrána thylakoidů – 4 supramolekulární komplexy
 - Fotosystém II (PSII) – katalyzuje rozklad vody za uvolnění molekulárního kyslíku
 - Cytochrom b_6/f – přenos elektronů z PSII na PSI
 - Fotosystém I (PSI) – získává elektron pro své reakční centrum z komplexu b_6/f
 - ATP-syntasa – využívá protonový gradient vytvořený přenosem elektronů k syntéze ATP na vnějším povrchu tylakoidní membrány



Světelná fáze fotosyntézy

- závislá na světle, probíhá v thylakoidech
- přeměna světelné energie (fotonů) na chemickou energii (NADPH + ATP) → vedlejší produkt kyslík
- vlastní proces fotosyntézy začíná zachycením světla pigmentem →
molekula pigmentu se dostane do excitovaného stavu
- reakce probíhají ve 3 bílkovinných komplexech: fotosystém I,
komplex cytochromů b_6/f a fotosystému II (ty jsou propojeny pohyblivými
elektronovými přenašeči) - *schéma-Z* - výchozí látkou je voda
- 3 fáze (procesy): fotolýza vody
tvorba NADPH
fotofosforylace (syntéza ATP)

Z-schéma světelné fáze

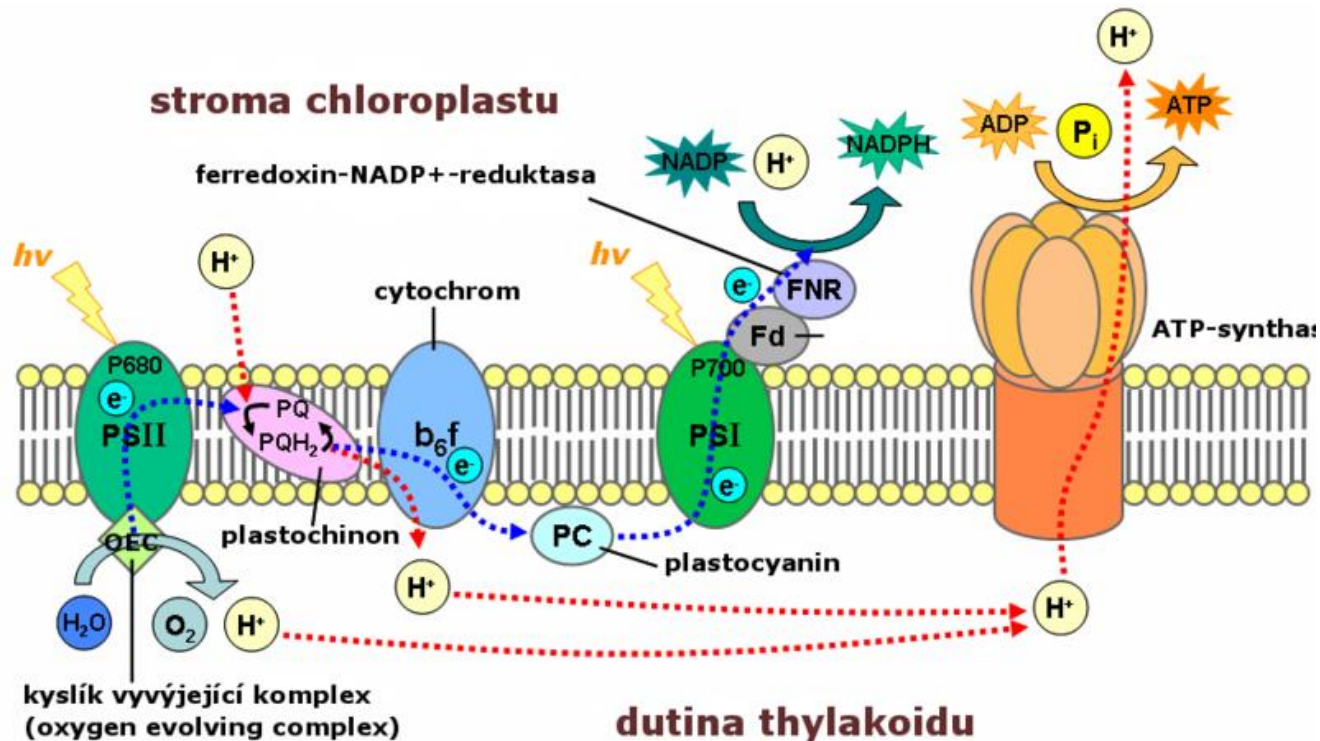


fotolýza vody

fotofosforylace

tvorba NADPH
(fotoredukce)

- Fotofosforylace - děj při kterém je prostřednictvím protonového gradientu syntetizován ATP (vzniká z ADP a P_i pomocí ATP-syntasy)
- pohonným motorem je vyrovnávání koncentrací protonů mezi stromatem a thylakoidní dutinou

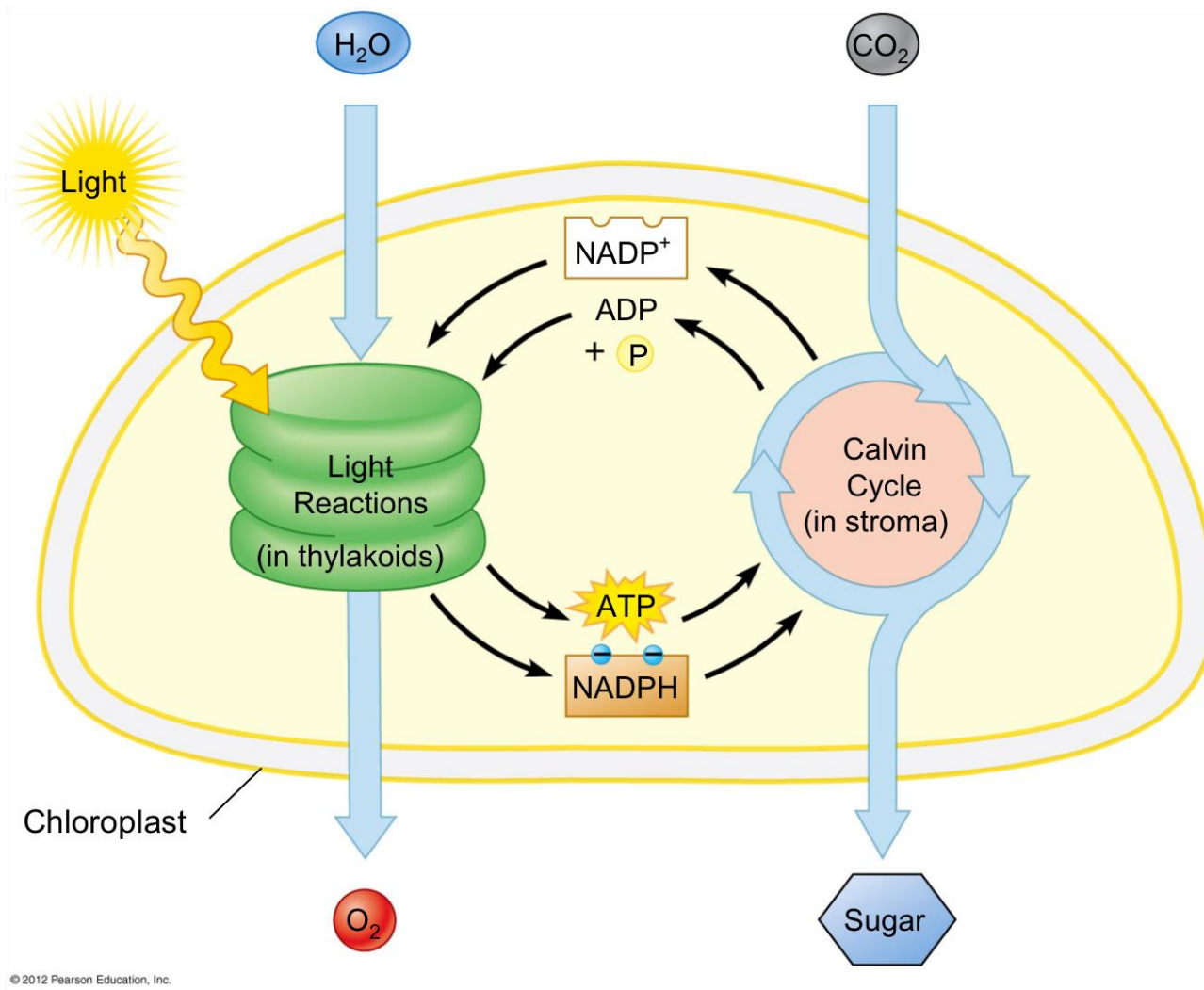


ATP a NADPH vzniklé ve světelné fázi se využijí v temnostní fázi k tvorbě glukosy

Protonový gradient – rozdíl koncentrací H^+ mezi stromatem a thylakoidní dutinou)

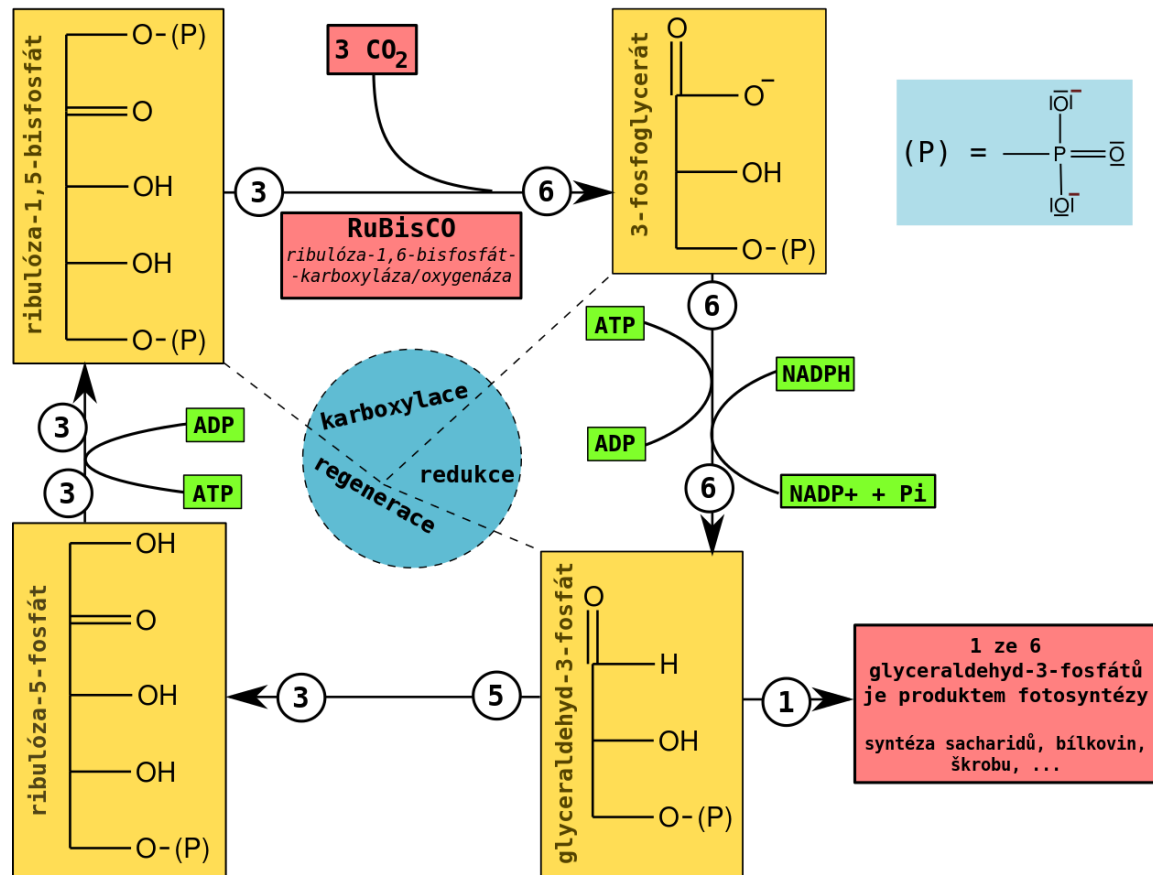
Temnostní fáze fotosyntézy

- zabudování (asimilace) CO_2 do organických sloučenin
- probíhá v kapalně části chloroplastu (stroma) a v cytosolu, ukládání chemické energie získané ve světelné fázi (NADPH, ATP) fixací CO_2 do sacharidů
- podle prvních kroků fixace CO_2 dělíme rostliny na C_3 , C_4 a CAM-rostliny
 - Calvinův cyklus (C_3 -rostliny - mírný podnebný pás)
 - Hatchův-Slackův cyklus (C_4 -rostliny - subtropický podnebný pás)
 - CAM cyklus - tropický pp
- výnos fotosyntézy snižuje fotorespirační cyklus (především u C_3 -rostlin)



Cyklus fotosyntetické redukce uhlíku (rostliny C₃)

- Calvinův cyklus - dle M. Calvina (1961 Nobelova cena)
- C₃-cyklus – první stálý meziprodukt C-3
- vázán na rostliny mírného a chladného podnebného pásu (pšenice, ječmen apod.)
teplota zde není vysoká tak fotorespirace nepřevládá nad fotosyntézou
- 3 fáze - karboxylace
 - redukce
 - regenerace ribulosa-1,5-bisfosfátu



add 1) fixace CO₂ na ribulosa-1,5-bisfosfát katalyzována enzymem RuBisCo → šestiuhlíkatý meziprodukt → 2 molekuly 3-fosfoglycerátu
fosforylace (ATP → ADP) 1,3-bisfosfoglycerát na redukce za pomoci NADPH
glyceraldehyd-3-fosfát

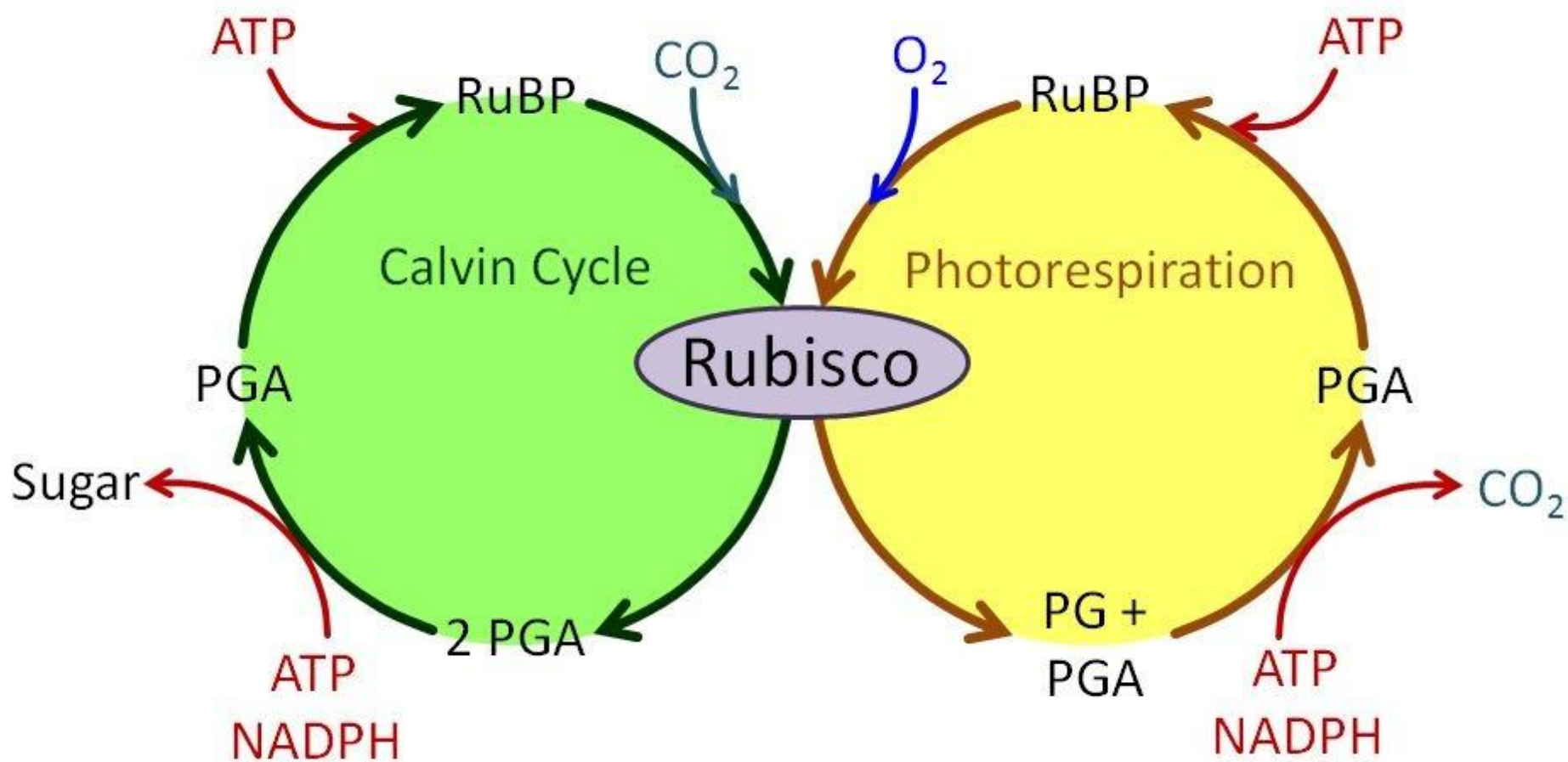
Fotorespirace

- světelné dýchání rostlin, opačný proces k fotosyntéze
- RuBisCo vykazuje nejen karboxylasovou, ale i oxygenasovou aktivitu – katalyzuje nejen reakci CO_2 s ribulosa-1,5-bisfosfátem, ale i vazbu O_2 na tento substrát
- rostlina přijímá O_2 a produkuje CO_2
- za běžných podmínek převažuje karboxylace nad oxygenací v poměru 4:1 (3:1)

- navázání O_2 na ribulosa-1,5-bisfosfát \rightarrow C_5 meziprodukt \rightarrow rozpad na 3-fosfoglycerát a 2-fosfoglykolát \rightarrow dále metabolizován

Calvinův cyklus

- defosforylace – glykolát – transportován z chloroplastů do peroxizomů – oxidace na glyoxylát – transaminace na glycin – transport do mitochondrií – ze dvou molekul vznik serinu + uvolnění CO_2 a NH_3 -
- neuvolňuje se ATP, štěpení meziproduktů fotosyntézy, produkce CO_2 \rightarrow ztráta substrátu, energie \rightarrow snížení účinnosti fotosyntézy



Fixace CO_2 u rostlin C_4 (Hatch-Slackův cyklus)

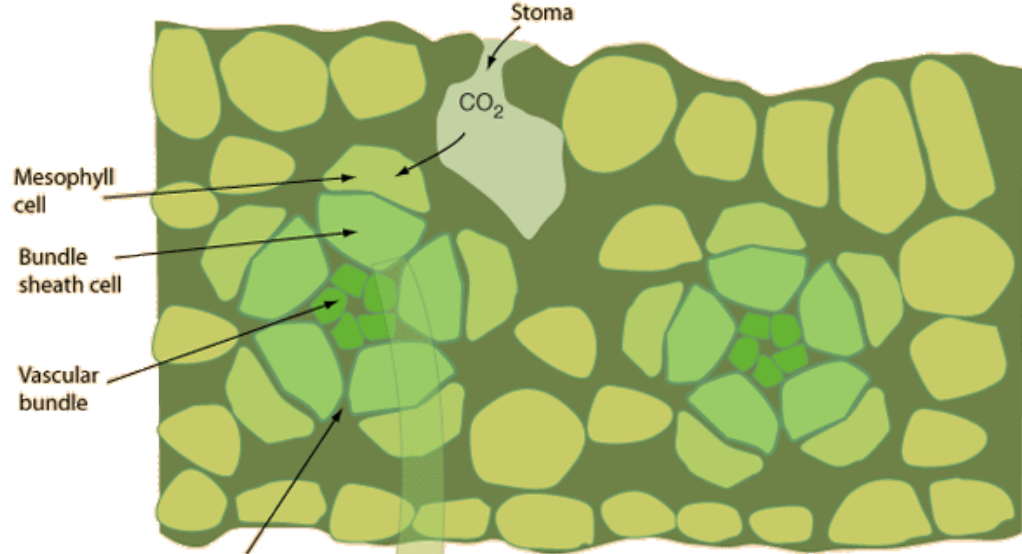
- rostliny charakteristickou stavbu
- v chloroplastech mezofylových buněk chybí enzym RuBisCO
- obsahují mezofylové buňky (fixace CO_2) a buňky pochvy cévního svazku (uvolnění CO_2 do Calvinova cyklu)

- CO_2 se váže jako HCO_3^- , ten reaguje s fosfoenolpyruvátem za vzniku oxalacetátu
→ malátdehydrogenasa a NADPH, redukce na malát → buňky pochvy
cévního svazku → NADP^+ , oxidace → pyruvát + uvolnění CO_2 ➡ fixace
 CO_2 probíhá prakticky 2x

↙
zpět mezofyl, fosforylace (ATP)

↘
Calvinův cyklus

- především teplomilné rostliny, při zvýšené teplotě stoupá podíl fotorespirace (pokles účinnosti fotosyntézy) → koncentrace CO_2 před vstupem do Calvinova cyklu

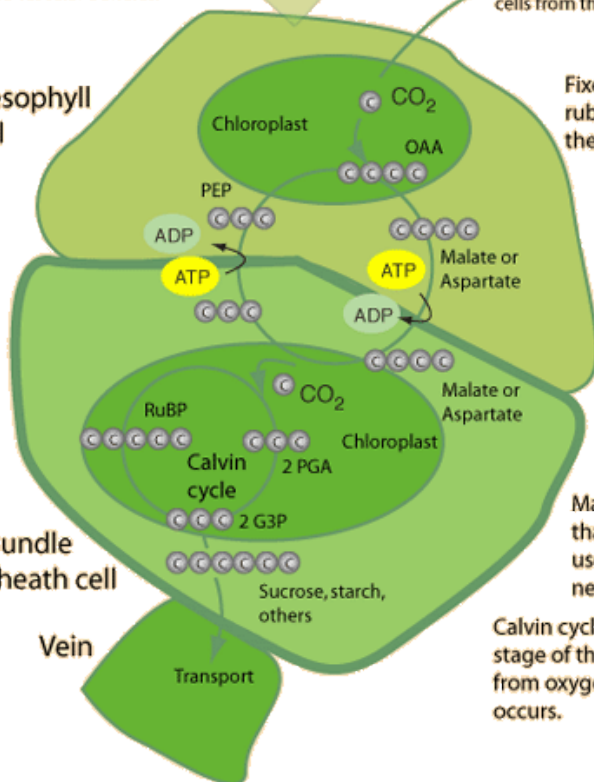


Kranz or "halo" anatomy of cells clustered around the vascular bundles.

Section of a leaf of a C4 plant.

CO₂ diffuses into the mesophyll cells from the nearby stoma.

Mesophyll cell

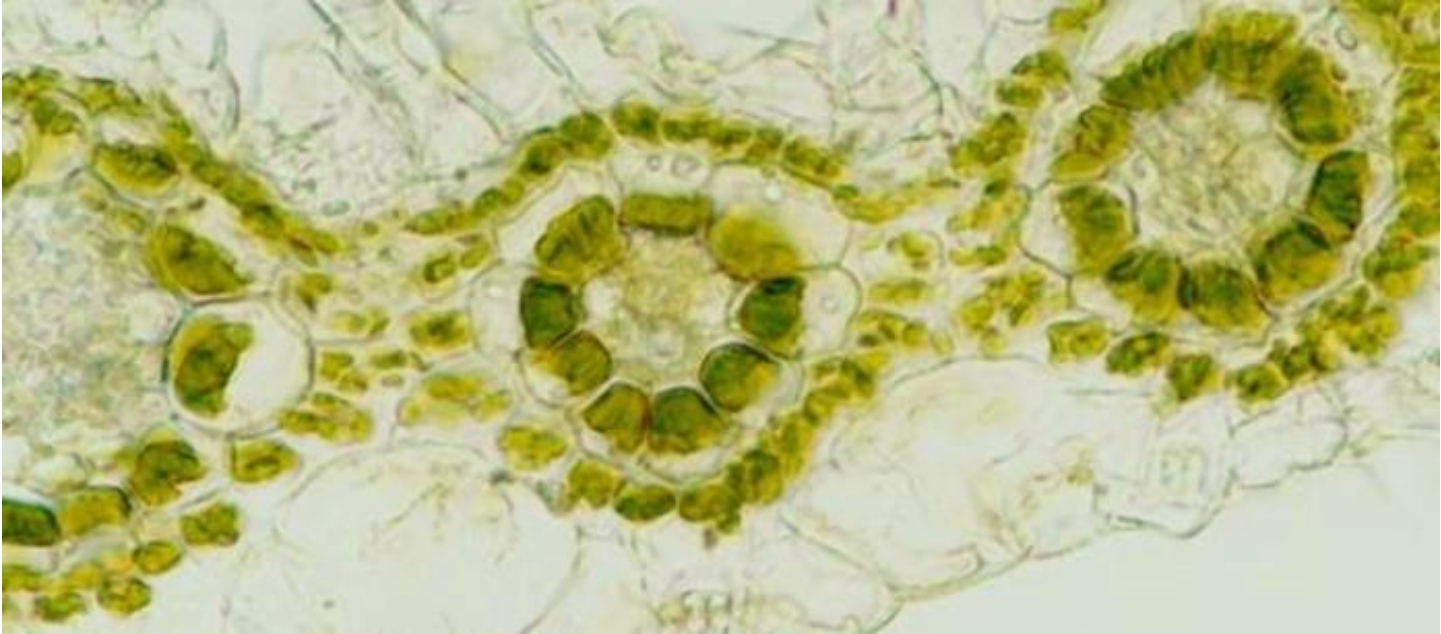


Fixes carbon, but has no rubisco and does not employ the Calvin cycle.

Pumps the 4-carbon compounds through the membrane at the expense of ATP.

Maintains CO₂ level 10-120x higher than normal. This optimizes the use of the rubisco and less of it needs to be made.

Calvin cycle used to fix CO₂ in this second stage of the process. Rubisco protected from oxygen, so no photorespiration occurs.

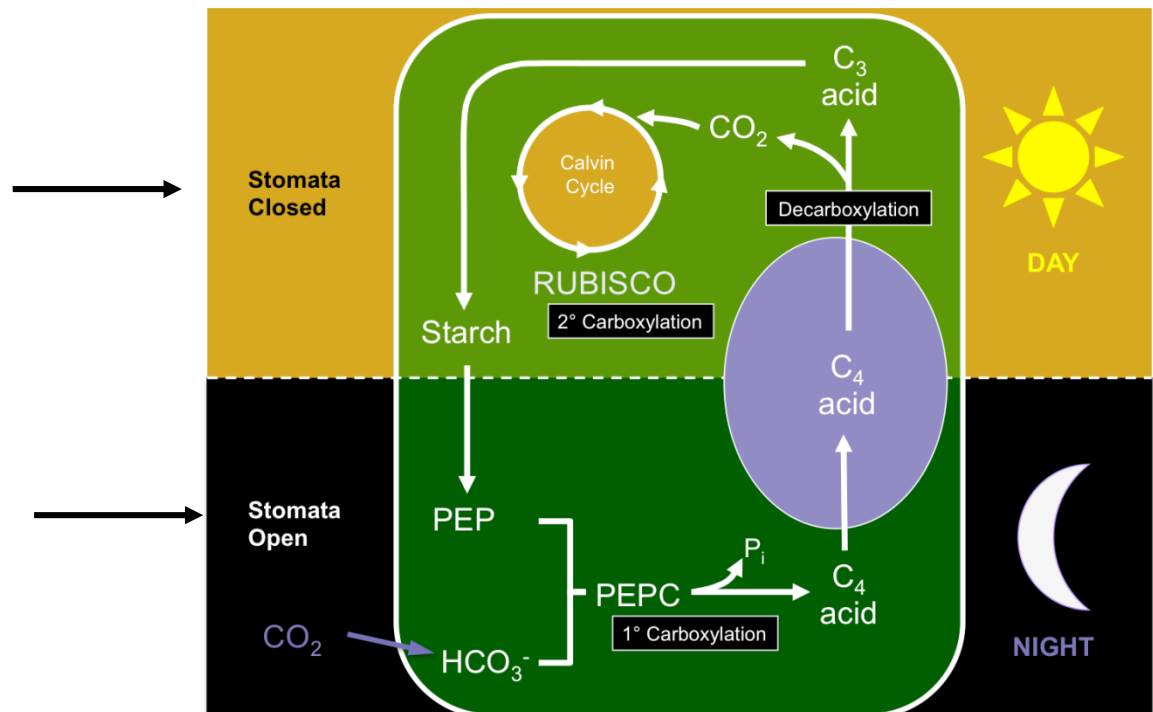


- C4 rostliny taxonomicky zástupci různých čeledí
- dobře adaptované na suché a teplé klima; často agresivní plevely
- z celkového počtu trav (Poaceae) přibližně polovina C4 rostliny např. kukuřice (*Zea*), cukrovník (třtina cukrová, *Saccharum officinarum*), proso (*Panicum*)

CAM cyklus (Crassulacean Acid Metabolism)

- obměna C_4 -cyklu, CO_2 v noci ukládán do vakuol, ve dne zpracován Calvinovým cyklem
- pouštní rostliny, které musí šetřit vodou → otevírají průduchy pouze v noci, vazba CO_2 do malátu
- pro uložení CO_2 potřeba fosfoenolpyruvát (glykolytické štěpení škrobu), ve dne štěpení malátu na CO_2 a pyruvát → škrob

Calvinův cyklus



Biochemické, fyziologické a anatomické rozdíly C₃- a C₄- rostlin

C3 rostliny: řepa (*Beta vulgaris*), svlačec (*Convolvulus arvensis*), pšenice (*Tritium aestivum*), ječmen (*Hordeum vulgare*)

C4 rostliny: kukuřice (*Zea mays*), šáchor (*Cyperus esculentus*), proso (*Avena sativa*)

CAM rostliny: agáve (*Agave americana*), pryšec (*Euphorbia grandidens*), kakost (*Geranium pratense*) aj.

Charakteristické rozdíly

Stanoviště

C3: mírné klima

C4: sucho, vysoká intenzita slunečního záření, nízká relativní vzdušná vlhkost

CAM: aridní podmínky – sucho, vysoká intenzita slunečního záření, vysoké denní a nízké noční teploty

Anatomická stavba listu

C3: mezofyl většinou rozlišen na houbový a palisádový parenchym

C4: mezofyl s parenchymatickými pochvami kolem cévních svazků

CAM: buňky mezofylu s velkými vakuolami

Enzymy fixující CO₂

C3: Rubisco

C4: PEP-karboxylasa a Rubisco (lokální oddělení)

CAM: PEP-karboxylasa a Rubisco (časové oddělení)

Primární produkt fixace

C3: fosfoglycerát

C4: oxalacetát

CAM: oxalacetát

Minimální potřeba ATP a NADPH pro fixaci 1 molekuly CO₂

C3: 3 ATP a 2 NADPH

C4: 5 ATP a 2 NADPH

CAM: 5 ATP a 2 NADPH

Vliv teploty

C3: teplotní minimum 0 °C (u některých až do -6°C až -10°C), optimum 15 °C až 25 °C, maximum 30 °C

C4: pod 10 °C rychlost výrazně klesá, optimum 25 až 40 °C

CAM: optimum cca 40 °C

Dýchání a jeho význam v životě rostlin

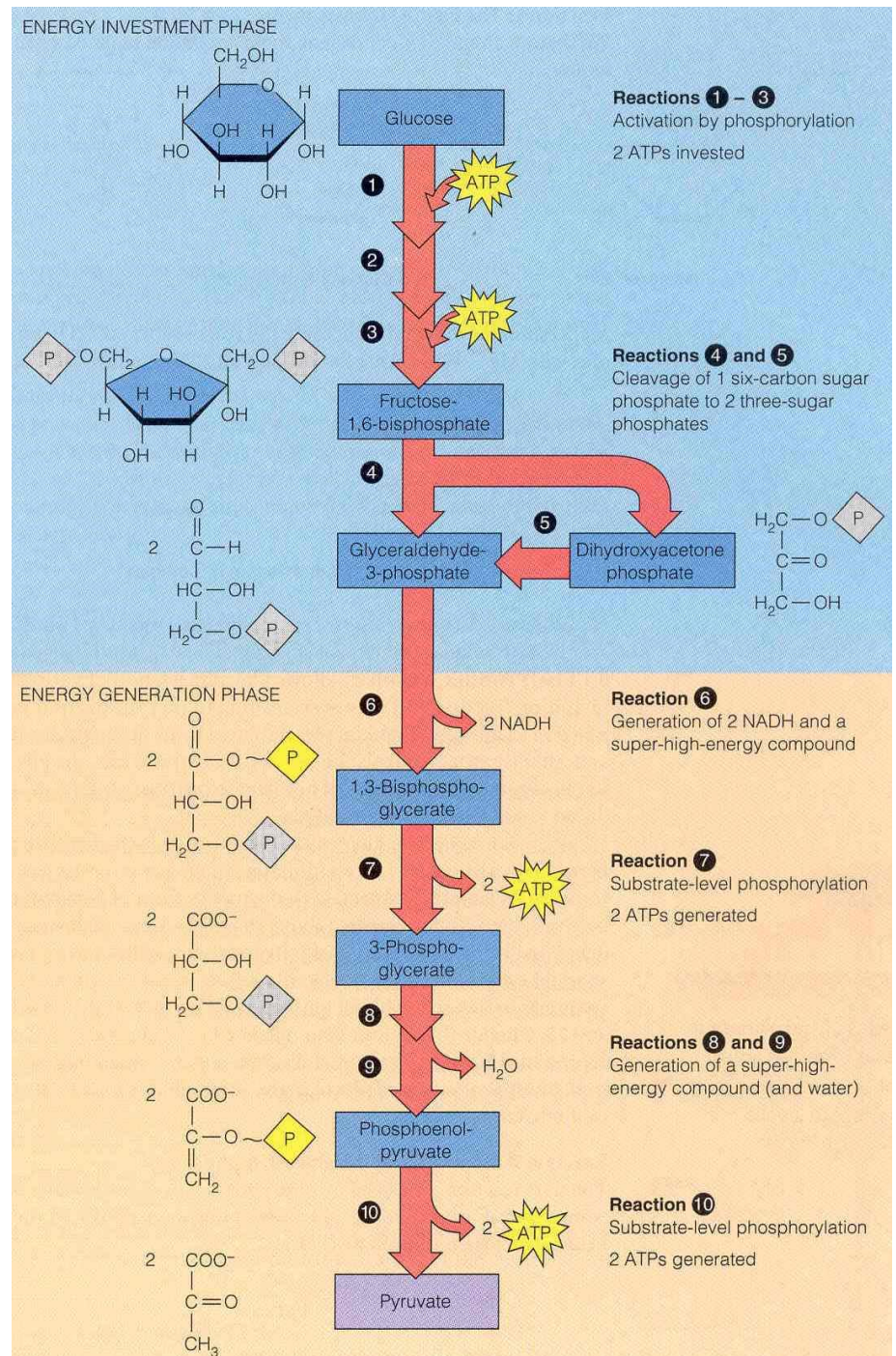
- reakce organického substrátu s molekulárním kyslíkem – tvorba ATP
- každá vyšší zelená rostlina obsahuje buňky, pletiva i celé orgány (kořeny) získávající energii rozkladem organických látek – dýcháním
- na tento zdroj rostliny odkázány v prvních fázích života (klíčení), v noci a za podmínek nepříznivých pro fotosyntézu
- soubor procesů zajišťující využití asimilátů pro růst, udržení struktura funkcí, transport látek, příjem iontů
- vytváření využitelné formy energie (ATP), redukční ekvivalenty a meziprodukty (uhlíkové skelety)
- výdej CO_2 a příjem O_2 podmíněný oxidací substrátů v reakcích glykolýzy, citrátového a pentosového cyklu, spojení s přenosem elektronů v dýchacím řetězci

Komplex procesů dýchání možno rozdělit do 4 souborů

- 1) Glykolýza
- 2) Oxidace acetyl-CoA v tzv. citrátovém cyklu až na 2 molekuly CO_2
- 3) Přenos elektronů z $\text{NADH}+\text{H}^+$ v dýchacím řetězci
- 4) Oxidační fosforylace – volná energie přenosu elektronů spřažena se syntézou ATP

Glykolýza

- probíhá v cytoplasmě buněk
- metabolická přeměna glukosy na dvě molekuly pyruvátu za vzniku 2 molekul ATP a 2 molekul NADH
- 10 kroků, každý katalyzován jiným enzymem



- další přeměna pyruvátu za **anaerobních podmínek** – kvašení - alkoholické
 - mléčné
 - a další
- alkoholické kvašení – dekarboxylace pyruvátu na acetaldehyd (pyruvátdekarboxylasa) – redukce na ethanol (alkoholdehydrogenasa)
 - představitel – kvasinky
 - také v pletivech vyšších rostlin
- mléčné kvašení – redukce pyruvátu na laktát
- **aerobní podmínky** – účinkem pyruvátdehydrogenasy přeměna pyruvátu na aktivovanou kyselinu octovou – acetyl-CoA - vstupní substrát pro odbourání dvou posledních molekul uhlíku a jeho vyloučení ve formě CO_2 – **citrátový cyklus**

Citrátový cyklus

(cyklus kyseliny citrónové, Krebsův cyklus)

- v matrix mitochondrií za účasti ca 20 enzymů
- základní substrát **acetyl-CoA**
- v průběhu cyklu vytvoření 2 molekul CO_2 , 1 molekuly GTP, 3 molekuly NADH_2 a 1 redukovaný flavoprotein

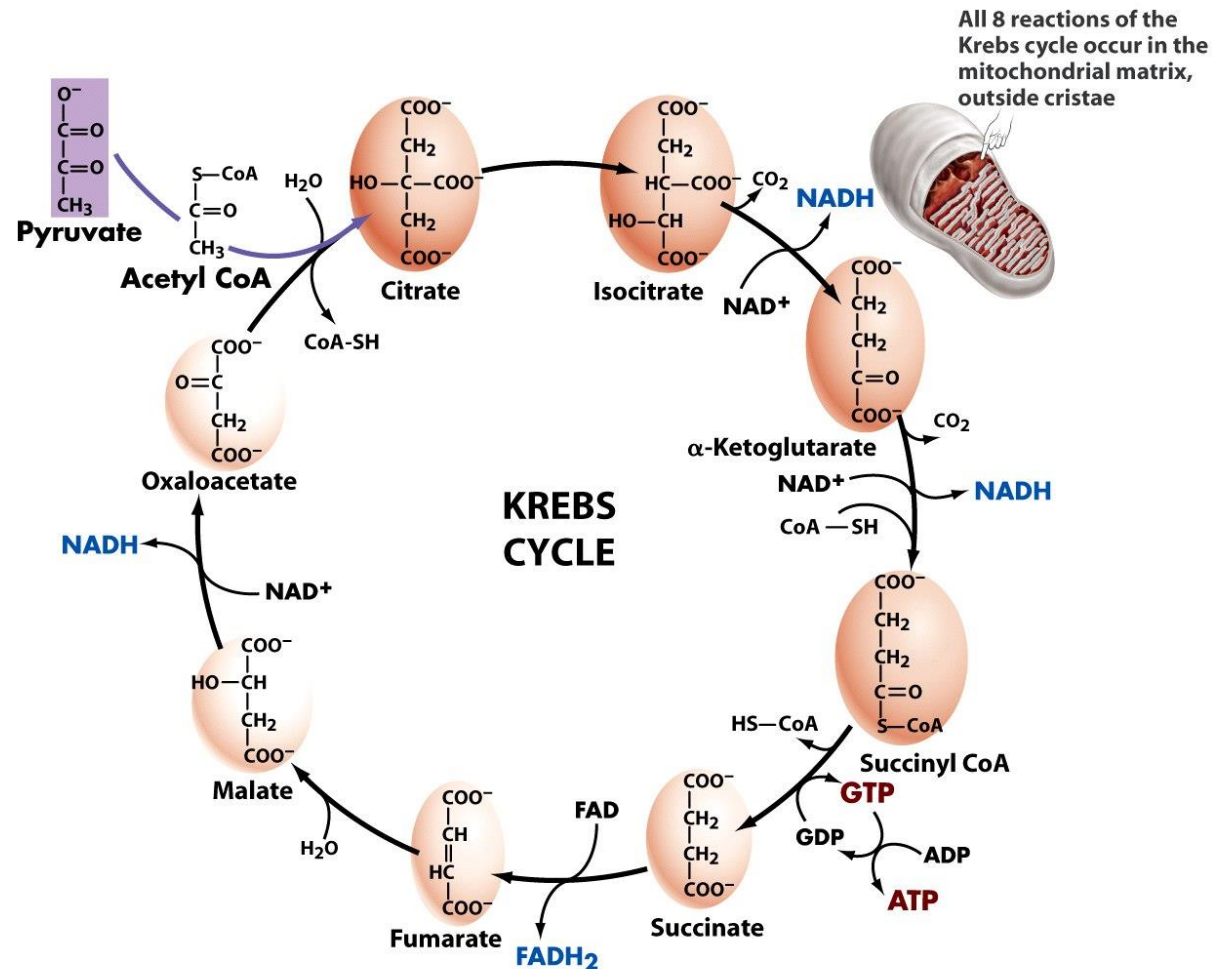


Figure 9-14 Biological Science, 2/e

Glyoxylátový cyklus

- rezervní tuky také substrátem pro dýchání (semena bohatá na tuky)
- z tuků tvorba sacharidů v glyoxylátovém cyklu – modifikace cyklu citrátového
- lokalizace glyoxyzomech – organely obsahující enzymy pro aktivaci a oxidaci mastných kyselin
- acetyl-CoA využít na tvorbu sukcinátu

