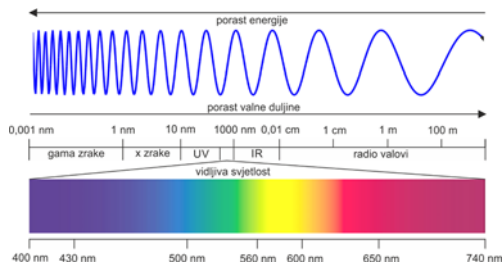


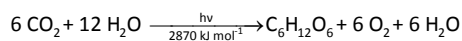
## Osnovni fiziološki procesi u biljkama

### FOTOSINTEZA

- Fotosinteza je u živom svijetu jedinstveni fizikalno-kemijski mehanizam energetskog inputa kojim biljke, alge i fotosintetske bakterije koriste svjetlosnu energiju za sintezu organske tvari.
- To je temeljni fiziološki proces koji omogućuje cjelokupan život na Zemlji.
- S kemijskog aspekta fotosinteza predstavlja niz reakcija oksidacije i redukcije u kojima se pomoću svjetlosne energije iz niskomolekularnih organskih spojeva, vode i ugljik(IV)-oksida, u zelenim biljkama sintetizira složena organska tvar, najprije ugljikohidrati iz kojih transformacijama i resintezama nastaju svi ostali organski spojevi.

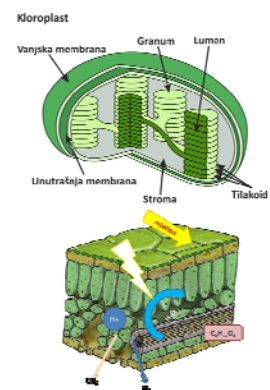


- Samo neznatan dio fotosintetske produkcije na Zemlji koristi se kao hrana, dio se koristi kao gorivo ili sirovina za industriju i dr.
- Velik je značaj ovog procesa za kruženje ugljika i drugih elemenata u prirodi. Kako je koncentracija CO<sub>2</sub> u atmosferi vrlo mala (0,03 % volumno ili 0,04 % težinski) svake godine 10 % cjelokupnog CO<sub>2</sub> atmosfere reducira se do ugljikohidrata fotosintetskim organizmima.
- Fotosinteza je vrlo kompleksan set fizikalno-kemijskih reakcija podržan vrlo složenom organskom strukturom unutar kloroplasta i zbog toga je energetski relativno nisko efikasan proces. Npr., za sintezu molekule šećera potrebno je 30-ak različitih proteina i vrlo kompliciran sustav biomembrana.

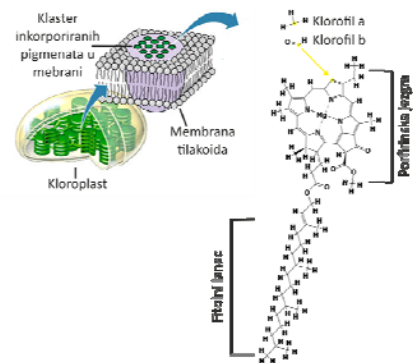


- Teorijski koeficijent iskorištenja usvojene svjetlosne energije iznosi oko 22,4 %, a u praksi prosječno iskorištenje iznosi tek 0,5-2,0 % (za cijelu godinu) pa tu leže velike mogućnosti poboljšanja primarne produkcije što je temeljni zadatak ratarstva.

**Kloroplasti** su stanične organele, ovalnog ili elipsoidnog oblika, dužine 4-6 μm, širine 1-2 μm. Broj kloroplasta u stanici listnog parenhima je različit, ovisno o vrsti biljke i tkiva, starosti itd., a kreće se od nekoliko (spužvasti parenhim, mezofil) do 200 (palisadni parenhim)



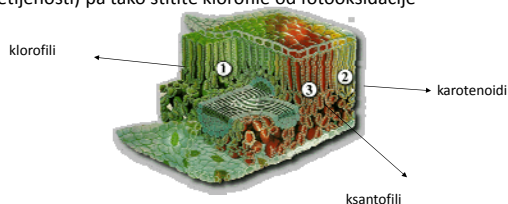
- Za fotosintezu viših biljaka značajni su klorofili i karotenoidi, pigmenti smješteni u kloroplaste.
- Klorofila ima pet: a, b, c, d i e, ali kod viših biljaka u fotosintezi sudjeluju samo klorofili a i klorofili b koji su kemijski esteri dikarbonske kiseline klorofilina gdje je vodik u jednoj karboksilnoj grupi esterificiran metanolom, a u drugoj fitolom
- Apsorpcija energije odvija se porfirinskom jezgrom koja je građena iz četiri pirolova prstena, povezana metinskim mostovima i s atomom Mg u središtu, vezanim s dvije kovalentne i dvije koordinatne veze na N atome pirolskih prstena.



- Učinkovit dio spektra za fotosintezu je u području **plave i crvene** svjetlosti koju apsorbiraju klorofili.
- Spektar apsorpcije klorofila ima dva maksimuma i to jedan u plavom, a drugi u crvenom dijelu.
- Valne duljine zelene i žute svjetlosti uglavnom se reflektiraju što rezultira bojom klorofila koja je plavo-zelena (klorofil a) ili žuto-zelena (klorofil b).
- Klorofil a maksimalno apsorbira svjetlost valnih duljina 430 i 662 nm, a klorofil b, čija koncentracija može iznositi do 1/3 koncentracije klorofila a, maksimalno apsorbira svjetlost valnih duljina 453 i 642 nm

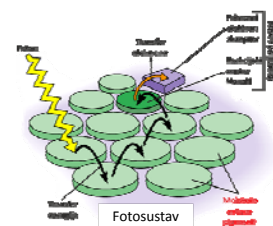
- U sastav fotosustava ulaze i **karotenoidi** koji se dijele na karotene i ksantofile. Po kemijskoj strukturi to su ugljikovodici, sastavljeni od 8 molekula izoprena, kondenziranih u dugački niz s više dvostrukih veza (alkeni) i s jononskim prstenovima na oba kraja.
- Poznato je više od 80 karotenoida, a zajednička im je osnovna građa fitoen (40 C atoma).
- Boja im je narančasta do žuta, a najpoznatiji od karotena su,  $\beta$ -karoten i  $\gamma$ -karoten, likopen itd.

- $\beta$ -karoten je provitamin vitamina A.
- Ksantofili su oksidirani oblici karotena i sadrže kisik u okviru hidroksilne, keto, epoksi, metoksi i karboksilne grupe. Poznati su lutein, violaksantin, neoksantin, zeaksantin.
- Karotenoidi mogu vezati višak kisika (kod intenzivne osvjetljenosti) pa tako štite klorofile od fotooksidacije



## ULOGA KOROPLASTNIH PIGMENATA

- apsorpcija svjetlosne energije i njeno usmjeravanje na akceptor elektrona čime započinje fotokemijska faza fotosinteze.



- klorofili se nalaze u tilakoidnim membranama u nakupinama od nekoliko stotina molekula od 200 molekula
- samo jedna molekula može predati ekscitirani elektron primarnom akceptoru e<sup>-</sup>
- mjesto gdje se ta molekula nalazi naziva se reakcijsko središte
- ostale molekule klorofila – antene za hvatanje svjetlosti

### MEHANIZAM I KEMIZAM FOTOSINTEZE

Proces fotosinteze dijeli se na:

1. **svjetlu fazu** - u tilakoidnom sustavu uz učešće pigmenata i sastoji se od **fotofizičkih i fotokemijskih reakcija**

2. **tamnu fazu**

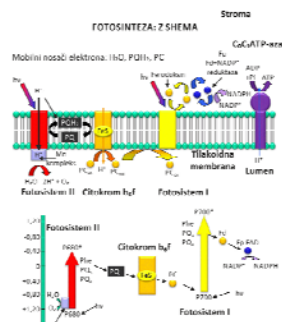
**Fotofizičke reakcije:**

- apsorpcija svjetlosne energije
- ekscitacija i deekscitacija klorofila
- prijenos energije do reakcijskog centra fotosustava

**Fotokemijske reakcije:**

- transport elektrona
- fotoliza vode
- sinteza ATP i NADPH

- Oba fotosustava (FS I i FS II) funkcioniraju zajednički kako bi podigli elektrone s razine molekula donora elektrona niskog potencijala (voda), do razine akceptora visokog potencijala (NADP<sup>+</sup>). Razlika u potencijalu kreće se od +0.8 do -0.4 eV. Niz komponenti koje sudjeluju u transportu elektrona uklopili su Hill i Bendall u tzv. "Z" shemu



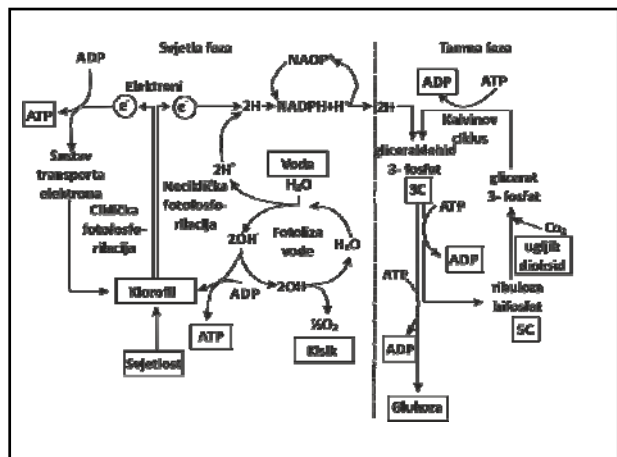
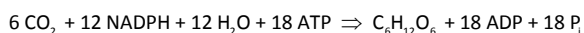
### Tamna faza fotosinteze (Calvin – Bensonov ciklus)

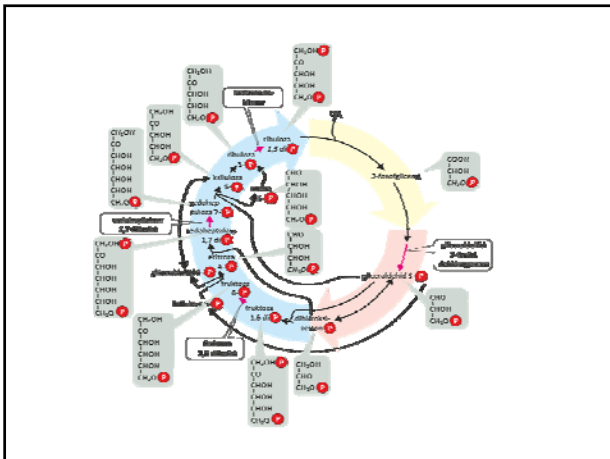
- Energija akumulirana u svjetloj fazi u spojevima ATP i NADPH nije stabilna i transformira se u energiju ugljikohidrata u tamnom dijelu fotosinteze.
- Tamna faza fotosinteze obuhvaća redukciju CO<sub>2</sub> do ugljikohidrata uz pomoć ATP i NADPH
- Calvin-Bensonov ciklus odvija se u stromi kloroplasta.
- Najvažniji enzim Calvin-Bensonovog ciklusa je ribulozodifosfat karboksilaza/ oksigenaza (RUBISCO)

Calvin-Bensonov ciklus se sastoji iz tri faze :

- karboksilacija
- redukcija
- regeneracija

prvi produkt – šećer s 3 C atoma (3-PGA = fosfoglicerin aldehyd), pa otuda naziv **C3 tip fotosinteze**



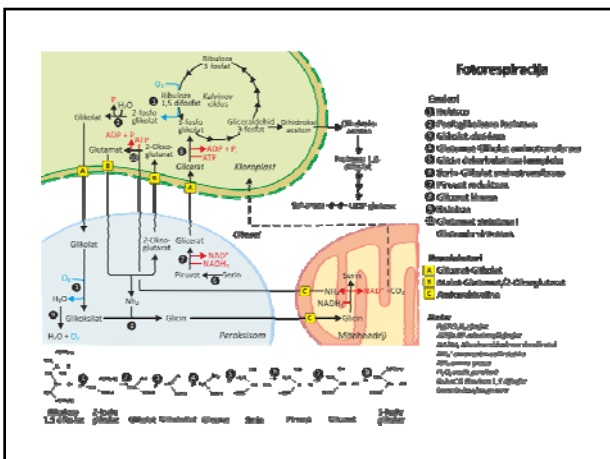


## FOTORESPIRACIJA

- kod C-3 tipa biljaka, paralelno s fotosintezom odvija se i proces **fotorespiracije** (primanje i trošenje kisika i oslobađanje CO<sub>2</sub> na svjetlosti u fotosintetski aktivnim stanicama) koja je često intenzivnija u odnosu na disanje u mraku
- za razliku od pravog disanja koje se odvija u mitohondrijima, fotorespiracija se odvija u **peroksisomima** (mikrotjela), a prema nekim mišljenjima i u kloroplastima.
- Fotorespiracija je usko povezana s fotosintezom jer se odvija u uvjetima intenzivne osvjetljenosti i visoke koncentracije kisika u odnosu na CO<sub>2</sub>

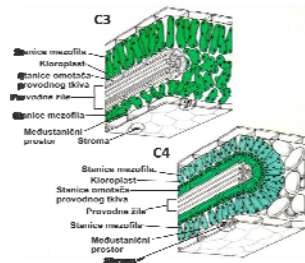
- Kod C-3 biljaka temperatura značajno utječe na fotorespiraciju jer pri visokim temperaturama dolazi do smanjenja relativne vlažnosti zraka i povećanja gradijenta vlažnosti između biljke i zraka, što rezultira povećanim gubitkom vode.
- Činitelji koji podstiču fotorespiraciju su:
  - visoka konc. O<sub>2</sub>
  - niska konc. CO<sub>2</sub>
  - visoka temperatura.

- Enzim RUBISCO koji katalizira vezanje CO<sub>2</sub> na ribulozu-1,5-bifosfat (RBP) u tamnoj fazi fotosinteze, u procesu fotorespiracije djeluje kao **oksidaza**, pa uz prisustvo kisika razlaže RBP na **3-PGK** i **fosfoglikolnu kiselinu** iz koje djelovanjem fosfataze nastaje **glikolna kiselina**
- **Glikolna kiselina** je supstrat fotorespiracije. Ona difundira iz kloroplasta u peroksisome koji su u kontaktu s kloroplastima.
- Oksidaza glikolne kiseline transformira je u glioksalnu kiselinu uz izdavanje H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> koji neutralizira katalaza razlažući na vodu i kisik.



- **Glioksalna kiselina** se manjim dijelom oksidira do CO<sub>2</sub> i **mravlje kiseline**, a većim dijelom se prevodi u **glicin transaminacijom**.
- **Glicin** se prenosi u **mitohondrije**, gdje se dvije molekule kondenziraju u **serin**, uz izdavanje molekule CO<sub>2</sub> i NH<sub>4</sub><sup>+</sup>.
- Ova reakcija koja se odvija u mitohondrijima glavni je izvor CO<sub>2</sub> u fotorespiraciji.
- **Serin** se nizom reakcija prevodi u **3-PGK**, uz učešće **ATP** i **dezaminaciju**.
- Nastala 3-PGK u kloroplastima se uključuje u sintezu saharaže i škroba

- Kod nekih biljnih vrsta primarni produkt fotosinteze nije *fosfoglicerat* (3C atoma), već *malat* i *aspartat* (4C atoma). Specifično za ove biljke je također da imaju tzv. **kranz anatomiju** (njem. kranz – vijenac), tj. dvije vrste fotosintetskih stanica



- Stanice mezofila ne razlikuju se od stanica kod C-3 tipa biljaka, dok stanice **parenhimske sare** (omotača provodnih snopova), osim uobičajenih **granularnih kloroplasta**, imaju i **agranularne**.
- U mezofilnim stanicama CO<sub>2</sub> se veže na **fosfo-enol-pirogroždanu kiselinu (PEP)**, odnosno na fosfoenolpiruvat, pri čemu nastaje **oksalocena kiselina** od koje hidrogenacijom nastaje **malat** ili vezivanjem amonijaka malatom **aspartat**, dakle C4 spoj.

#### Pokazatelji fotosinteze

- prosječna godišnja efikasnost fotosinteze je ~ 0,5 %** za kukuruz, pšenicu i dr. usjeve, jer na intenzitet fotosinteze utječe vrlo velik broj biotskih i abiotskih čimbenika kao što su koncentracija klorofila, veličina, trajnost i zdravstveno stanje asimilacijske površine, prostorna orijentacija lišća, aktivnost enzima fotosinteze i disanja, svojstva provodnog tkiva, intenzitet osvjetljenosti, temperatura, raspoloživost vode i biogenih elemenata i dr.

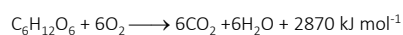
Pokazatelji fotosinteze su :

- Intenzitet (brzina) fotosinteze** je količina usvojenog CO<sub>2</sub> po jedinici površine lista u jedinici vremena,
- Fotosintetska efikasnost** je odnos između akumulirane i apsorbirane energije,
- Produktivnost fotosinteze** je količina stvorene organske tvari po jedinici lisne površine u određenom vremenu,
- Biološki prinos** je ukupna masa organske tvari po jedinici površine tla dok je **poljoprivredni prinos** masa organske tvari određenih biljnih organa zbog koje se biljka uzgaja. Produktivnost fotosinteze ovisi o djelotvornosti sustava "source" ↔ "sink", odnosno uzajamnih odnosa između fotosintetskih tkiva i organa te mjesta potrošnje, odnosno pohranjivanja asimilata,

- Koeficijent efikasnosti fotosinteze** je odnos čiste produktivnosti fotosinteze i usvojenog CO<sub>2</sub>,
- Koeficijent poljoprivredne efikasnosti fotosinteze** je odnos mase suhe organske tvari u poljoprivrednom dijelu prinosa i ukupne organske tvari (biološki prinos) (PP/BP),
- Koeficijent energetske efikasnosti** je odnos količine usvojenog CO<sub>2</sub> po jedinici površine usjeva i količine primljene svjetlosne energije,
- Kompenzacijska točka** je kad je intenzitet fotosinteze jednak intenzitetu disanja, tj. količina usvojenog CO<sub>2</sub> jednaka je količini izdvojenog O<sub>2</sub>
- Neto fotosinteza** je intenzitet fotosinteze umanjeno za intenzitet disanja.

#### DISANJE

- Disanje je suprotan proces fotosinteze koji predstavlja energetske output, također kontroliran enzimatskim sustavima.
- Tijekom disanja elektroni se premještaju niz energetski gradijent, od organskih komponenti prema H<sup>+</sup>, koji s kisikom tvori stabilnu anorgansku molekulu vode.



- U disanju se cjepaju lanci ugljikohidrata, masti, organskih kiselina, rezervnih proteina, ili čak i konstitucijskih proteina, kad nedostaje visokoenergetskih molekula.

### 1. Stanično disanje

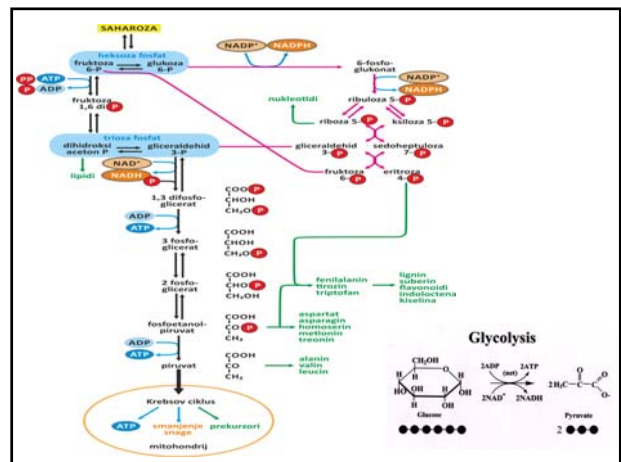
- Stanično disanje je niz oksidoredukcijskih reakcija koje prati oslobađanje energije.
- Pored aerobnog disanja i sve vrste **fermentacija** (alkoholno, mlječno, maslačno vrenje itd.) kao i oksidacije neorganskih tvari, smatraju se disanjem.
- Žive stanice neprestano imaju potrebu za energijom, te je temeljni biološki smisao disanja održavanje života

Stadiji staničnog disanja su:

- Glikoliza (cjepanje glukoze u dvije 3C molekule)
- Krebsov ciklus (3C molekule razlažu se do CO<sub>2</sub>) ili ciklus limunske kiseline
- Elektron transportni sustav i sinteza ATP
- Formiranje vode
- Prenositelji vodika: NADH, NADPH i FADH<sub>2</sub>

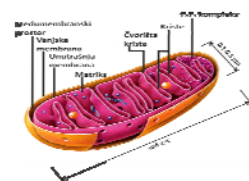
### 1. Glikoliza

- anaerobna razgradnja glukoze do pirogvođne kiseline uz oslobađanje energije.
- Za glikolizu nije potreban kisik, što je pogodno za biljna tkiva izložena deficitu kisika, a prethodi potpunoj oksidaciji u Krebsovom ciklusu
- **Glikoliza** (*glyco* = *sladak*, *lysis* = *podjela*) je anaerobni dio staničnog disanja koji se odvija u citosolu (tekući dio protoplazme) svih živih stanica, a njeni enzimi su uglavnom vodotopljivi i ne vežu se na biološke membrane.



### 2. Krebsov ciklus

- Pirogvođana kiselina, kao krajni produkt glikolize u aerobnim uvjetima, difundira u **mitohondrije** i oksidira se potpuno do CO<sub>2</sub> i vode u **Krebsovom ciklusu** ili **ciklusu trikarbonskih kiselina (TCA)** ili **ciklusu limunske kiseline**. Pri tome se oslobođena energija organske tvari akumulira u ATP.



- 1) Acetil-CoA kondenzira s oksalacetatom pri čemu nastaje citrat (limunska kiselina) (2C atoma acetilne grupe s 4C oksaloctene kiseline grade 6C limunsku kiselinu),
- 2) Limunska kiselina se izomerizira do izolimunske kiseline,
- 3) Izolimunska kiselina gubi CO<sub>2</sub> te se 5C α-ketoglutarne kiseline oksidira uz NAD<sup>+</sup> koji se reducira do NADH,
- 4) Multienzimski kompleks (α - ketoglutarat-dehidrogenaza) katalizira odvajanje CO<sub>2</sub> uz oksidaciju preostale C-4 sukcinilne (jantarne) kiseline (uz sukcinil-CoA) i redukciju NAD<sup>+</sup> do NADH,

- 5) Supstrat fosforilacija (u nizu reakcija) prvo dovodi do odvajanja sukcinil-CoA od sukcinilne kiseline, fosfatna grupa veže se na GDP (gvanozin difosfat) i nastaje GTP (gvanozin trifosfat) koji prenosi fosfatnu grupu na ADP gradeći ATP,
- 6) Sukcinilna kiselina se oksidira do fumarne kiseline uz redukciju FAD
- 7) Fumarna kiselina veže vodu uz rearanžiranje kemijskih veza, tako da nastaje maleinska (jabučna) kiselina,
- 8) Jabučna kiselina se oksidira uz redukciju NAD do NADH i konačno nastaje, zapravo se regenerira oksalocetna kiselina.

- Sumarno, **Krebsov ciklus je niz reakcija koje dovode do potpune oksidacije supstrata, od acetil-CoA (piruvat se transformira u acetat, acetat u acetil-CoA, a acetil-CoA ulazi u Krebsov ciklus) koji ulazi u ciklus i veže se s 4C oksalacetatom gradeći 6C citrat, zatim se postupno obavlja dekarboksilacija i u nizu reakcija izdvaja se CO<sub>2</sub> uz sintezu 1 ATP, 3 NADH i 1 FADH<sub>2</sub> te preostaje oksalacetat koji reagira s novim acetil-CoA.**

### 3. Elektron transportni sustav, transport protona, sinteza ATP i formiranje vode

- Citokromi u kristama mitohondrija cijepaju vodikov atom:



te elektroni otpuštaju višak slobodne energije u više koraka uz pomoć četiri kompleksna proteina integrirana u membrane mitohondrija

- Istovremeno se prenose elektroni i protoni koji grade vodu u posljednjoj (terminalnoj) fazi prijenosa, pri čemu se koristi njihov protok iz matriksa u unutarnji membranski prostor uz sintezu ATP.

#### • Cijanid otporno disanje

- Aerobno disanje može biti inhibirano prisustvom aniona koji reagiraju s **heminskim željezom citokromoksidaze** i tako blokiraju transport do **kisika kao terminalnog (krajnjeg) akceptora** elektrona. Naročito su efikasni **CN<sup>-</sup>** (cijanid) i **N<sub>3</sub><sup>-</sup>** (azid)
- neke biljne vrste i tkiva nastavljaju disanje unatoč blokadi citokromoksidaze, jer posjeduju **alternativni transport elektrona**, koji počinje s **ubikinonom** (poznat i kao **koenzim Q10** u farmaciji).
- Takvo disanje se naziva **cijanid otporno** ili **cijanid rezistentno** i čini prosječno 10 - 25 % kod biljaka od ukupnog disanja.

- CN-otporno disanje pokazuju pšenica, kukuruz, krumpir, grašak i druge biljke, mlado korijenje, plod rajčice, a primjećuje se često u oplodnji kad oslobođena toplina pospješuje izlučivanje aromatskih tvari (amina) u cvatnji privlačeći insekte.
- Prisutnost cijanidnih glikozida u sjemenkama ima korektivnu ulogu pri klijanju, kao i obrambenu ulogu od strane predatora.

#### Značaj kisika za disanje i fotosintezu

- samo potpunom oksidacijom glukoze stanica oslobađa dovoljno energije, ali se (uglavnom kod biljaka) održavanje minimalnih životnih funkcija može postići i anaerobnom oksidacijom
- Metabolizam masti usko je povezan s prisustvom kisika jer se nakon hidrolize razgrađuju do acetil-CoA (β-oksidacija masti) za što je potreban kisik.
- Metabolizam proteina zahtjeva kisik jer nakon hidrolize do aminokiselina one moraju biti oksidativno dezaminirane (uklonjen N).

- Disanjem se proizvodi  $\text{CO}_2$  i  $\text{H}_2\text{O}$ , tvari neophodne za fotosintezu u kojoj se sintetizira glukoza i izdvaja  $\text{O}_2$  potreban za disanje.
- Intenzitet disanja predstavlja količinu vezanog kisika i oslobođenog  $\text{CO}_2$  u jedinici vremena po jedinici mase biljnog tkiva.
- Ovisno o supstratu za disanje (ugljikohidrati, proteini, masti, organske kiseline) biljne tvari će u procesima oksidativne razgradnje trebati i različite količine kisika