

2. A BIOLÓGIAI MEMBRÁN, KEMO- ÉS FOTOSZINTÉZIS, SEJTLÉGZÉS

A sejthártya szerkezete. A sejthártya funkciói. Anyagáramlás a sejthártyán keresztül.

A sejtek anyag- és energiaellátása, az energiatermelés strukturális alapjai. Kemo- és fotoszintézis, fény- és sötétreakciók. Glükolízis, fermentáció és sejtlégzés (oxidatív foszforiláció).

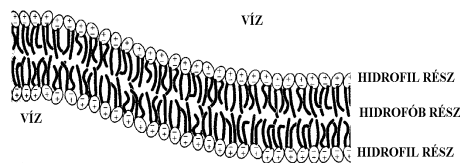
A fejezetet Szabad János egyetemi tanár jegyzete alapján módosította és összeállította Lippai Mónika.

A BIOLÓGIAI MEMBRÁN

A biológiai membránok képződése az élet kialakulásának egyik alapvető feltétele volt. A sejthártya sok, a sejtek szintjén megvalósuló alapvető életfolyamathoz szükséges. A membránok egyrészt elkülönítik a sejt belsejét a külvilágtól, másrészt szelektív kapcsolatot biztosítanak a sejt belseje és a környezete között. A sejthártyákban lokalizálódó szerkezetek biztosítják a sejtek közötti kapcsolatot is.

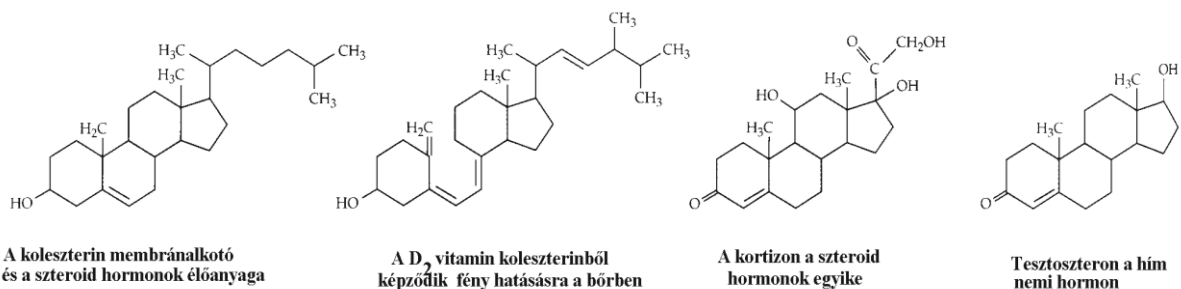
A sejthártya (plazmamembrán) szerkezete

A sejthártya alapja egy kb. 8-10 nm „vastag” kettős foszfolipid réteg (2.1. ábra). A membrán belsejét a foszfolipidek hidrofób szénhidrogén oldalláncai alkotják. A membrán külső részein a foszfolipidek hidrophil részei helyezkednek el.



2.1. ábra. A sejthártyák alapja két foszfolipid réteg.

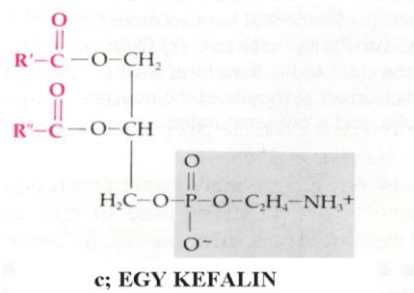
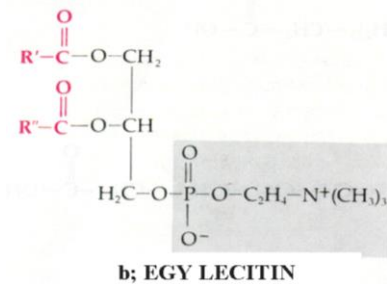
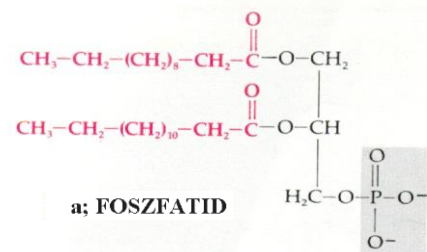
A foszfolipidekben a glicerinnel két zsírsav kapcsolódik (észter kötéssel), és vagy egy foszforsav maradék (a foszfátidokban), vagy a foszforsav maradékhoz még egy poláros csoport (leggyakrabban kolin, etanolamin vagy szerin, 2.2. ábra). Minél rövidebbek a zsírsav oldalláncok, és minél több bennük a telítetlen kettős kötés, annál kevésbé szabályos az elrendződésük. Minél több a telítetlen zsírsavak aránya, annál folyékonyabb maga a membrán. A membránok koleszterint is tartalmaznak (2.3. ábra). A koleszterin a membránok fluiditását élettani körülmények között csökkenti. A membránfluiditás-változásnak fontos szerepe van a hőmérsékletre való alkalmazkodásban.



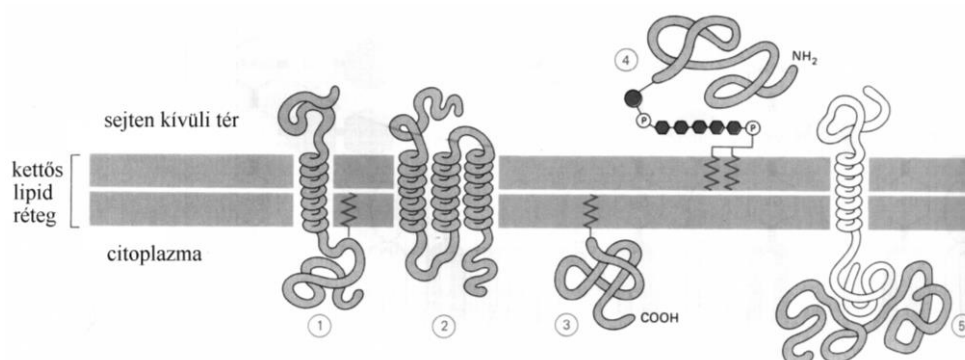
2.3. ábra. A koleszterin és néhány származéka.

A plazmamembrán tömegének általában kb. 50%-a fehérje, biológiai funkciójában a fehérjéknek elengedhetetlen szerepe van (2.4. és 2.5. ábra). A membránfehérjéknek lokalizáció szempontjából a következő fontosabb típusai vannak.

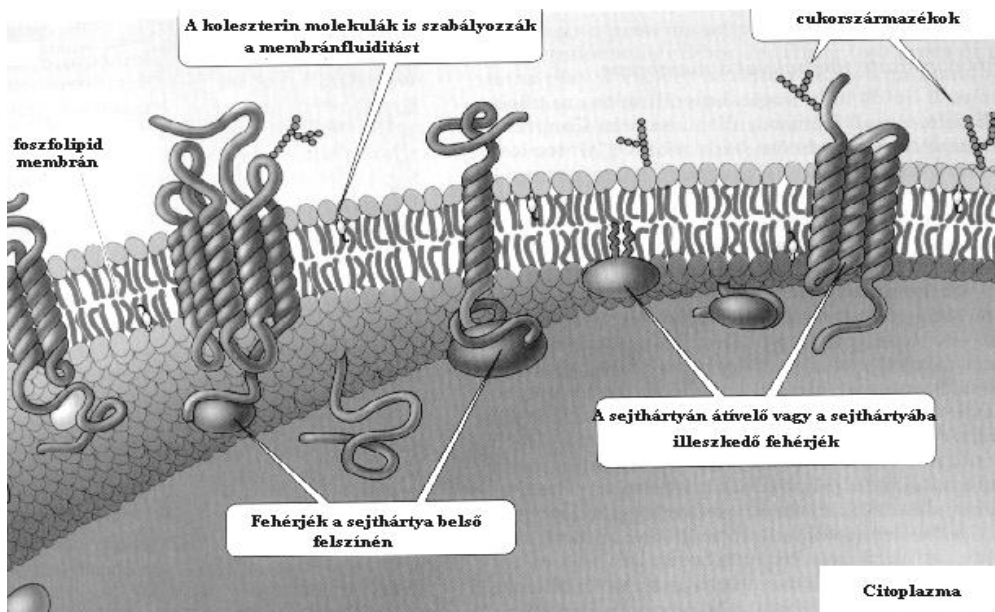
A *transzmembrán fehérjék*re az jellemző, hogy egy, vagy több olyan doménjük (funkcionális egységük) van, amelyek átvélnék a sejthártyán (2.6. ábra). A transzmembrán domén legtöbbször egy olyan α -hélix, amely ~20 hidrofób vagy semleges jellegű aminosavból áll. A fehérje azon részeiben, amelyek a transzmembrán doménnel szomszédosak, gyakoriak a pozitív töltésű lizin és arginin aminosavak. A pozitív töltésű oldalláncok a foszfolipidek poláros feji részéhez kötődve stabilizálják a fehérjét. Gyakoriak az olyan fehérjék, amelyeknek több transzmembrán doménje van. Jellegzetes példák az ioncsatornák, amelyeken nyitott állapotban ionok áramlanak át.



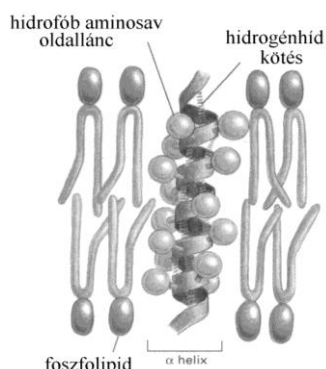
2.2. ábra. Háromféle foszfolipid: a) foszfátidsav, b) a foszfátidil-kolin, a lecitin egy komponense c) foszfátidil-etanolamin (kefalin).



2.4. ábra. A membránfehérjék különféle típusai.



2.5. ábra. A sejthártya felépítése szemléletesen.

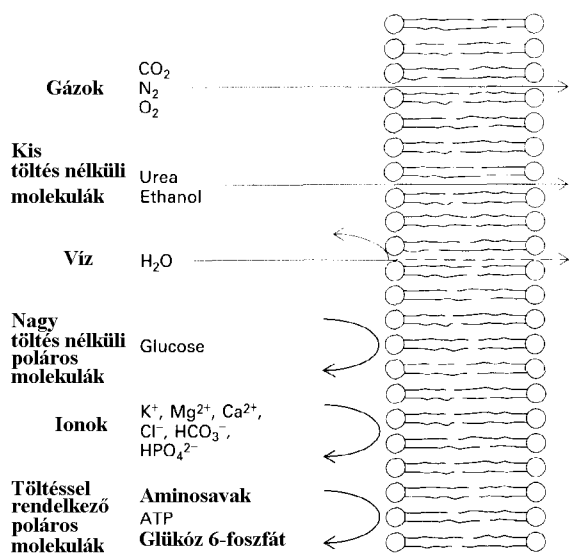


2.6. ábra. Egy transzmembrán motívum szerkezete.

A transzmembrán fehérjék teremtnek kapcsolatot a sejten belüli szerkezetek, a sejtvíz elemei és a sejten kívüli állomány (extracelluláris mátrix) között. A membránon átívelő kapcsolat erős és rugalmas: biztosítja a sejthártya integritását, és a kapcsolatot a sejten kívüli molekulákkal. A transzmembrán fehérjék egy része receptorként működik: külső „antenna” része gyűjti össze a sejthez érkező információkat, és juttatja a sejten belülré a jelátvitel során. A molekula citoplazmatikus részének enzimatis aktivitása van, és biztosítja, hogy a jel tovább haladjon a sejt belsejébe.

Sok fehérje, nem íveli át, hanem belülről vagy kívülről kapcsolódik a sejthártyához (2.4. és 2.5. ábra). Ez lehetséges úgy, hogy hidrofób horgonnyal (amely lehet lipid-oldallánc is) rendelkeznek, vagy úgy, hogy transzmembrán fehérjékkel létesítenek kapcsolatot.

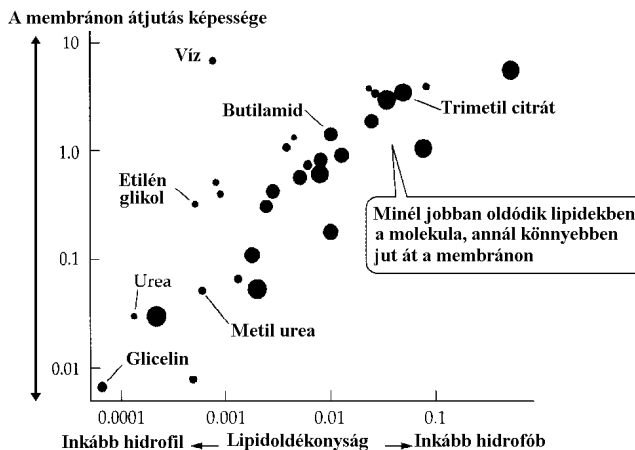
A sejthártya külső felületén található fehérje-oldalláncokhoz gyakran kapcsolódnak különféle cukor-szarmazékok (2.4. és 2.5. ábra). A sejt védelmének kívül egyéb fontos szerepük is van. Némelyikük a sejtek azonosításához, identitásához járul hozzá, mások a sejtekhez érkező jelek felfogásában és továbbításában játszanak szerepet, ismét mások a sejtek között, vagy az extracelluláris mátrixszal teremtnek kapcsolatot.



2.7. ábra. Különböző anyagok átjutási képessége mesterséges lipidmembránon.

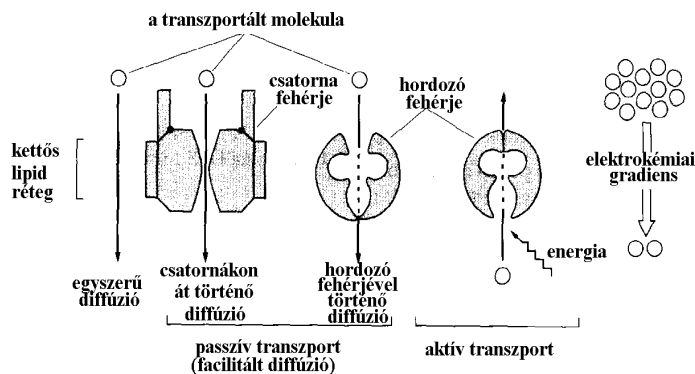
Anyagszállítás membránokon keresztül

A csak foszfolipid molekulákból álló mesterséges membránon a gázok, a hidrofób molekulák, a töltés nélküli kis molekulák, valamint a kis poláros természetű molekulák könnyen átjutnak (2.7. ábra). Minél jobban oldódik valamely molekula lipidekben, annál könnyebben jut át egy lipidmembránon (2.8. ábra), a nagyobb poláros molekulák és az ionok azonban nem képesek erre.



2.8. ábra. A lipidoldékonyság és a lipidmembránon átjutás közötti kapcsolat.

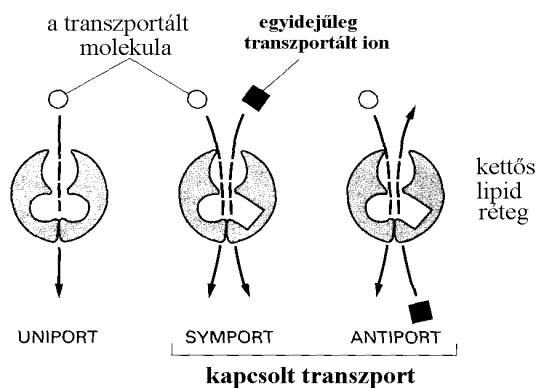
A tapasztalat viszont az, hogy a biológiai membránokon a nagyobb poláros természetű molekulák és az ionok is átjutnak, ebben a membránok fehérjéi játszanak szerepet (2.9. ábra). A biológiai membránokon keresztül, fehérjék segítségével történő anyagtranszportnak energiafelhasználás szempontjából két formáját lehet elkülöníteni.



2.9. ábra. A fehérjék a membránokon át történő anyagszállítás fontos szereplői.

A **passzív transzport**hoz nincs szükség energiára. A passzív transzport azt jelenti, hogy a membránba épült fehérjék közvetítésével a koncentráció-grádiensüknek megfelelő irányban áramlanak be anyagok a sejtekbe (2.9. ábra). A transzportot biztosító fehérjék lehetnek csatornák, rajtuk keresztül legtöbbször ionok áramlanak át. Vannak állandóan nyitott, és szabályozott, csak adott jelre megnyíló ioncsatornák.

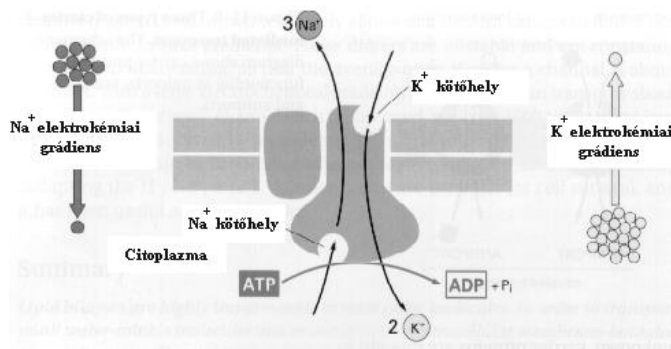
A hordozó fehérje -carrier, *transzporter* - egy, a membránba épült fehérje, amely mintegy „bezsilipel” a molekulákat a sejtbe. A hordozó fehérjétől függő diffúzióknak három típusát különböztetik meg, a szállított molekulafajták számától és a transzport irányától függően (2.10. ábra). Kétféle anyag transzportja esetén (szimport, antiport) az egyik mindig a koncentráció-grádiensének megfelelő, a másik azzal ellentétes irányban jut át a membránon.



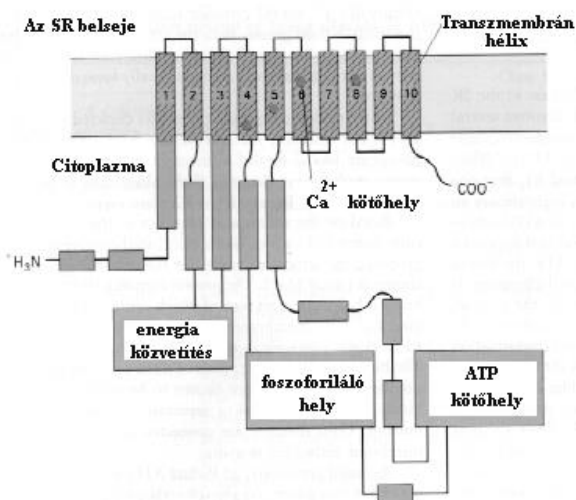
2.10. ábra. A hordozó fehérjétől (transzportertől) függő diffúzió típusai.

Az **aktív transzport** során a *pumpafehérjék* ATP-ben raktározott energia felhasználásával juttatnak át molekulákat a membránon (2.9. ábra). Ekkor az anyagszállítás mindig koncentráció-grádienssel szemben valósul meg. Az aktív transzport jól ismert példája a Na⁺-K⁺ pumpa, amely ATP segítségével három Na⁺ iont pumpál ki a sejtől, miközben két K⁺ iont juttat be a (2.11. ábra).

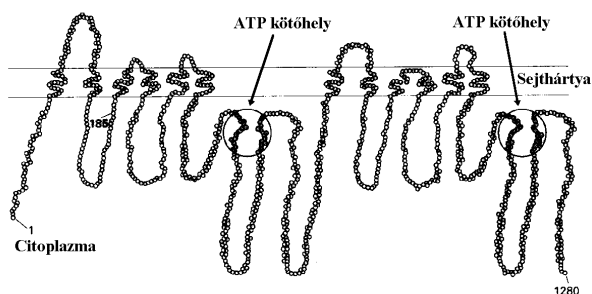
Az izomsejtek speciális endoplazmatikus retikulumából, a szarkoplazmatikus retikulumból a citoplazmába jutó, az összehúzódáshoz szükséges Ca^{2+} -ionokat az ún. Ca^{2+} pumpa szivattyúzza vissza a szarkoplazmatikus retikulumba. A szarkoplazmatikus retikulum membránjába épült Ca^{2+} pumpa tíz transzmembrán domént, ATP-kötő, energiageneráló és további funkcionális egységeket tartalmaz (2.12. ábra). Az MDR (multidrog resistance) fehérje is pumpaként működik. A sejt számára káros különféle hatóanyagokat (köztük a citosztatikumokat) pumpálja ki a sejtekből (2.13. ábra).



2.11. ábra. A Na^+ - K^+ pumpa működésének sematikus ábrázolása.



2.12. ábra. A Ca^{2+} pumpa moduláris felépítése.



2.13. ábra. Az MDR fehérje szerkezete.

A membránok szerepe az energiatermelésben

A plazmamembrán külső és belső oldala között -60 - 90 mV a nyugalmi membrán-potenciál értéke. A membrán szigetelőképesége kiváló: ez az érték $2,4 \times 10^5$ V/cm-nek felel meg. A kiváló szigetelőképeség potenciális lehetőség energianyerésre is: ha a membrán két oldalán felhalmozódott töltéskülönbséget apránként le lehet vezetni, és például ATP-ben lehet raktározni, meg lehet oldani a sejt energia-ellátását. A membránokba épült ATP-szintáz enzim azt az energiát építi be ATP-be, amelyet a membrán két oldalán eltérő H^+ ionkoncentráció miatt rajta átáramló H^+ ionokból nyer.

Az eltérő H^+ ion koncentráció kialakítására három „megoldás” terjedt el az élővilágban.

1. Egyes archebaktérium fajok sejthártyájába *bakteriorodopszin* molekulák épülnek. A fotopigmentet tartalmazó bakteriorodopszin lényegében egyfajta protonpumpa: az elnyelt fényenergiát arra használja, hogy protont szivattyúzzon a sejt belsejéből a sejtjén kívülre.

2. A *fotoszintetizáló élőlényekben* a fényenergia hatására bekövetkező elektronmozgás olyan protonpompákat „működtet”, amelyek protont juttatnak a kloroplasztok tilakoidjainak belsejébe a fotoszintézis folyamán.

3. A *mitokondriumokban* a szerves anyagok oxidációjából származik az az energia, amellyel a protonpompák H^+ ionokat juttatnak a mitokondrium belsejéből a mitokondrium külső és belső membránja közötti térbe.

Az eltérő H^+ ion koncentrációban rejlő energia hasznosulásának is három módja ismert.

1. Az *ATP-szintáz* tevékenysége révén ATP-be épül be, hogy kielégítse a sejtek szerteágazó energiaigényét. (Lásd a 2.20 és a 2.27. ábrát.)

2. „Meghajtja” a baktériumok membránjába épült rotorszerű szerkezetet, amely a flagellinból álló *bakteriális ostort* forgatja (lásd az 1.9. ábrát).

3. A mitokondrium úgynevezett *menedéksatornáin* át hővé disszipálódik, biztosítva az állandó hőmérsékletű élőlények hőenergia-igényét.

Minden biológiai energiatermelő rendszer funkciója tehát membránokkal kapcsolatos, és a membránok kiváló töltésszigetelő képességén alapul.

ÖSSZEFOGLALÁS

A biológiai membránok a sejtek kulcsfontosságú alkotói, bizonyos anyagokat átteresztenek, másokat nem. Ez a szelektív átteresztő-képességük teszi lehetővé a sejtek belsejének viszonylagos állandóságát. A sejthártyák és a hozzá kapcsolódó szerkezetek gyűjtik össze a sejtekhez érkező információt, és feldolgozásra a sejt belsejébe továbbítják. A membránok biztosítják az eukarióta sejteken belül a különféle kompartmentek elkülönülését, hogy az egyes kompartmentekben a kémiai reakciók hatékonyan menjenek végbe. A membránoknak alapvető szerepe van az energiatermelő folyamatokban is.

KEMOSZINTÉZIS, FOTOSZINTÉZIS, LÉGZÉS

Az élőlények létezéséhez elengedhetetlen (i) a testüket felépítő anyagok, valamint (ii) az életfolyamataikhoz szükséges energia megléte. Aszerint, hogy erre a két különböző célra milyen forrásból származik az energia, az alábbi csoportokat állíthatjuk fel. Az *autotróf* élőlények a testüket felépítő szerves molekulákat szerves anyagokból állítják elő, a CO₂ redukciójával szénhidrátokká. Energiájukat vagy a természetben rendelkezésre álló kémiai energiából (kemoautotrófok), vagy a fényenergiából nyerik (fotoautotrófok).

A *heterotróf* élőlények az autotrófok által készített szerves anyagokat használják fel testépítő anyagnaként, energiaforrásként pedig általában szintén szerves vegyületeket redukálnak (kemoheterotrófok), egyes baktériumok pedig fényenergiát (fotoheterotrófok) (2.1. táblázat).

2.1. táblázat. Az élőlények osztályozása anyag- és energiaforrásuk szerint.

Az élőlény típusa	Testépítő anyagok	Energiaforrás	Élőlény
Autotróf	CO ₂ + H	Kémiai	Baktériumok
		Fény	Baktériumok Algák Növények
Heterotróf	Szerves	Kémiai	Baktériumok Gombák Állatok
		Fény	Baktériumok

Anyagszere a korai földi körülmények között

Az első élőlények valószínűleg az óségeán szerves anyagát használták anyag- és energiaforrásként, tehát kemoheterotrófok voltak. Mivel a Föld légkörében nem volt oxigén, az első élőlények anaerobok lehettek. Energiájukat olyan mechanizmusokkal állíthatták elő, mint pl. a glükolízis vagy a fermentáció. A prebiotikus eredetű szerves anyagok fogytán az élőlényeknek új energia-, valamint építőanyag forrásokat kellett találniuk.

Az aktív vulkáni tevékenység bőségesen ellátta az ősi Föld légkört CO₂-al, H₂-vel, CH₄-el és H₂S-el. Az óségeán vízben bőven volt NH₃, CO₂, nitrátok, szulfátok és foszfátok. Kezdetben a légkör és a vizek CO₂-koncentrációja a maiak többszöröse volt. (Anaerob körülmények között a hidrogéntartalmú vegyületekből is sokkalta több volt, mint napjainkban. Ma, amikor a levegő O₂-koncentrációja 21%, az O₂-gazdag feltételek kedveznek a hidrogéntartalmú vegyületek oxidációjának). Az óségeán szerves anyagainak fogytával azok a kemoszintetizáló élőlények élhettek tovább, amelyek szerves forrás alapján, CO₂-ból és hidrogéntartalmú vegyületekből is képesek voltak szerves anyagokat előállítani a következő általános séma szerint:



ahol H₂X a hidrogéndonor, X a hidrogént vesztett (oxidálódott), CH₂O a képződő szerves vegyület jele.

Ezek az autotróf élőlények kemoszintetizáltak, azaz a fenti folyamathoz szükséges **energiát** még nem fényből, hanem különböző szerves vegyületek oxidálásából nyerték, ahogyan erre a ma élő baktériumok között is

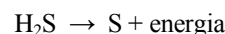
sok példát találhatunk. Ma már természetesen olyan fajok is vannak, amelyek aerob környezetben élnek.

ENERGIANYERÉS: A KEMOSZINTÉZIS

A kemoszintézis során a mitokondriuméhoz (lásd később) nagyon hasonló, de a prokariótákban a plazmamembránban található elektrontranszportlánc végighaladó elektron csökkenő energiája tárolódik el ATP formájában. De míg a mitokondriumban az elektrondonor a redukált NADH és az akceptor az O₂, a prokariótákban mindkét pozícióban más molekulák is előfordulhatnak.

Energianyérés szerves anyagokból, anaerob körülmények között

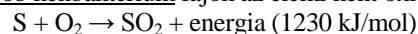
A mai anaerob kénbaktériumok energiatermelő folyamata olyan, mint őseiké lehetett kb. 3-4 milliárd éve. Oxidáción alapul, azaz a nagyobb energiájú redukált vegyületből oxidált forma keletkezik:



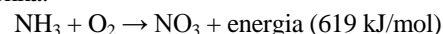
Energianyérés szerves anyagokból, aerob körülmények között

Az aerob kemoszintetizáló baktériumfajok a légköri O₂-t használják elektronakceptorként, és szerves anyagokat oxidálnak energiatermelésük során. A legfontosabb példák a következők.

- Az aerob kénbaktérium fajok az elemi ként oxidálják:

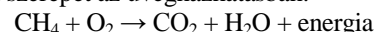


- A nitrifikáló baktériumok ammóniát oxidálnak nitrátokká:

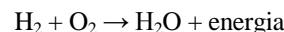


A nitrifikáló baktériumok mezőgazdasági szerepe kiemelkedő, mert hektáronként évente kb. 200 kg nitrátot készítenek. A nitrátok a növények számára a legkönnyebben felvehető nitrogénforrások.

- A metánbaktériumok metánt égetnek el, csökkentve a metán szerepét az üvegházhatásban:



- A durránógáz-baktériumok hidrogént égetve termelnek energiát:



- A működésükhöz szintén oxigént igénylő vasbaktériumok az Fe²⁺ → Fe³⁺ oxidáció során felszabaduló energiát hasznosítják. Leggyakrabban vízvezetékrendszerekből kikerülő barna lepedékként láthatjuk őket.

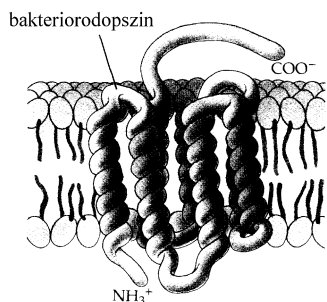
A kemoszintézis folyamán megtermelt energia mennyisége csekély ugyan, de a kemoszintetizáló baktériumoknak elegendő. A kemoszintetizáló élőlények benépesítik az olyan sötét vagy fényszegény élettereket, amelyekben oxidálható szerves molekulák állnak rendelkezésükre (a CO₂ mennyisége szinte sohasem korlátozza a kemoszintetizáló életét). Ismerünk olyan élőlényeket, mint pl. a *Scenedesmus* zöldalga, amely fényben fotoszintetizál, sötétben pedig úgy termeli az energiát, mint a durranógáz-baktériumok. Létezése arra utal, hogy a fotoszintetizáló élőlények a kemoszintetizálókból fejlődtek.

ENERGIANYERÉS: A FOTOSZINTÉZIS

A fotoszintézis az a biológiai folyamat, amely során az élőlények a fényből származó energiát használják fel energiaforrásként a szerves CO₂ redukciójára (fixálására) szerves anyagokká. A fotoszintézis az evolúció óriási "találmánya": megoldás a Naptól fény formájában érkező, jőszerűen korlátlanul rendelkezésre álló energia hasznosítására. Közvetve a fotoszintézis teszi lehetővé az állatok létezését is: hiszen heterotrófok lévén a testüket felépítő anyagokhoz szükséges szerves táplálék a Nap energiáját használó növényekből eredeztethető. Ahogy a kemoszintézisnek, úgy a fotoszintézisnek is van egy anaerob körülmények között működő "egyszerűbb", és egy aerob körülmények között működő bonyolultabb formája.

A fotoszintézis legegyszerűbb típusa

A fotoszintézis "legegyszerűbb" típusa magas sótartalmú helyeken élő archebaktériumokban (halobaktériumok) folyik, amelyek a fényenergiát az ún. bakteriorodopszinnal hasznosítják. A bakteriorodopszin egy membránba épült fehérje (2.14. ábra), nagyon hasonlít az állatvilágban a fény érzékelésére használt rodopszinra. Az egyébként heterotróf (tehát CO₂-t redukálni, fixálni nem képes) halobaktériumok a bakteriorodopszint használva állítanak elő ATP-t: a fény energiája szerkezetváltozást idéz elő a bakteriorodopszinban: protonokat pumpál ki a sejtéből, majd a sejtbe visszaáramló protonok energiája épül be ATP-be – a magasabbrendű ATP-szintázsal (lásd később) rokon fehérje segítségével.



2.14. ábra. A bakteriorodopszin a halobaktériumok membránjába épült fehérje.

Anaerob fotoszintézis bakterioklorofillal

Az anaerob fotoszintetizáló baktériumok oxigénmentes környezetben élnek. Ma az anaerob fotoszintézis három fő típusát a zöld kénbaktériumok, a bíbor kénbaktériumok és a bíbor nemkén-baktériumok képviselik. A fotoszintetikus rendszer szerveződése nagyon hasonló a növények kloroplasztjában működő rendszerhez (lásd később). Legfontosabb fotoszintetikus pigmentjük a bakterioklorofill, amely mellett vörös és sárga karotenoidokat, ún. járulékos pigmenteket is tartalmaznak. A járulékos pigmentek olyan hullámhossz-tartományban abszorbeálnak fényenergiát, ahol a bakterioklorofill nem. Gerjesztési energiájukat átadják a bakterioklorofillnak, javítva a fényenergia-hasznosítás hatékonyságát. A pigmenteket a sejthártyáról a citoszolba betüremkedő „tilakoidok” tartalmazzák (1.8. ábra).

Az anaerob fotoszintetizáló baktériumoknak csak egyfajta pigmentrendszerük van - a pigmentrendszer olyan pigmentmolekulák együttese, amelyek a reakciócentrumhoz továbbítják gerjesztési energiájukat. A reakciócentrumban a bakterioklorofill található, amelynek, ha a gerjesztési energiák összegződnek, egyik elektronja képes kilépni és egy speciális fehérje-molekulára kerül át, majd továbbhalad. A tilakoidok is tartalmaznak ugyanis egy fehérjéből álló elektrontranszportláncot, amely az elektron továbbítása során felszabaduló energia segítségével protonokat pumpál ki a sejtéből. A sejtbe a bakteriális ATP-szintáz csatornáján keresztül visszaáramló protonok energiája raktározódik ATP-ben.

Ezek a baktériumok nem képesek még a vízbontásra. Ezért a zöld és bíbor kénbaktériumok H₂S-ből nyerik azt az elektront, amivel pótolják a gerjesztés után a bakterioklorofillról távozó elektront. Melléktermékként elemi ként választanak ki. A bíbor nemkén-baktériumok vagy H₂-t használnak, vagy szerves vegyületekből (pl. etanol, tejsav) nyerik az elektront és a hidrogént.

A H₂S, a H₂ vagy a szerves vegyületek bontásakor keletkező elektron pedig az elektron-transzportlánc végén NADPH-ba épül be (2.19. ábra) és a CO₂ redukciójánál hasznosul – hasonlóan a kloroplasztokban zajló fotoszintézishez (lásd alább). Ezek a baktériumok tehát már képesek a CO₂ megkötésére –nincs feltétlenül szükségük tehát szerves vegyületekre, azaz autotrófok.

Az anaerob fotoszintetizáló baktériumok 3,4 milliárd éve annyian éltek, hogy részlegesen lebomlott, elszennesedett maradványaikból akkora széntelepek képződtek, mint a fásszárú növényekből 3 milliárd évvel később.

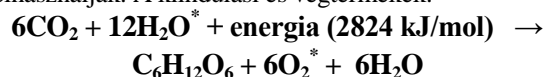
Fotoszintézis aerob körülmények között

Az aerob fotoszintézis elektronforrásként a vizet használja. A víz bontása során „melléktermékként” O₂ szabadul fel. A vízbontás képességére először a mai cianobaktériumok (kékbaktériumok) rokonai tettek szert 3-3,3 milliárd éve, amelyek bár anaerobok voltak és nem hasznosították a keletkező oxigént, de el tudták viselni jelenlétét.

Az O₂ megváltoztatta a Föld légkörét, klímáját. Az O₂ teremtett lehetőséget az ózonpajzs kialakulására, így arra, hogy az élőlények a földfelszínt élettérként elfoglalják. Ma a légkör 78%-a N₂, 21%-a O₂, és csak 0.03%-a CO₂ (és csak nyomokban tartalmaz más alkotókat). Megnyílt az út az O₂ használatán alapuló, jóval hatékonyabb energiatermelés előtt is – ez zajlik az eukarióták a mitokondriumaiban is (lásd később)!

Elsősorban az aerob fotoszintézisre képes autotróf fajok rendkívüli elterjedése vontak ki a CO₂ döntő többségét is a légkörből. A kivont és az élőlényekbe beépült szén szerves anyagok és üledékek alkotója lett.

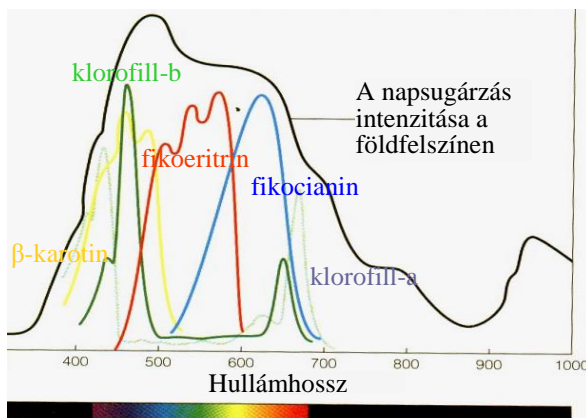
Az aerob fotoszintetizáló élőlények (a fenti anaerob fotoszintetizáló baktériumokhoz hasonlóan) a fény energiáját nemcsak ATP előállítására, hanem a CO₂ redukálására (fixálására) alkalmas NADPH képzésére is felhasználják. A kiindulási és végtermékek:



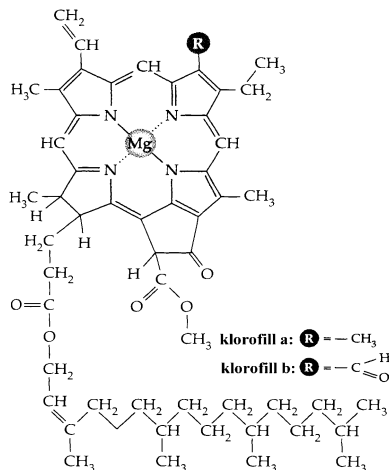
(A *-gal jelölt O₂ a víz oxigénatomjából képződik a víz fotolízise során.)

A fotoszintézis mechanizmusa a kloroplasztokban

A fotoszintézis a tilakoidokban történik (1.14. ábra), amelyek a növényekben a kloroplasztok részei. A fényt a tilakoid membránjába ágyazott fotoszintetikus pigmentek abszorbeálják (2.15. és 2.16. ábra). A *klorofilok* mellett ún. járulékos pigmentek, *karotinok* és *fikobilinok* is segítik a fény hasznosításának hatékonyságát (a cianobaktériumokban fikocianin, a vörös moszatokban fikoeitrin). A különböző pigmentek abszorpciós spektruma éppen lefedi a Föld felszínét elérő fény hullámhossz-tartományát. A pigmentek pigmentrendszereket alkotnak, bennük egy-egy reakciócentrummal. A reakciócentrumban lévő klorofil-a molekula egy speciális membránfehérjéhez kapcsolódik. Ez a membránfehérje veszi át a reakciócentrumból a gerjesztés hatására kilépő magasabb energiájú elektront, és biokémiai folyamatok sorozatát indítja el. A pigment-rendszereknek - összetételüknek és funkcióiknak megfelelően - két típusa van (lásd később).



2.15. ábra. A fotoszintetikus pigmentek abszorpciós spektruma.

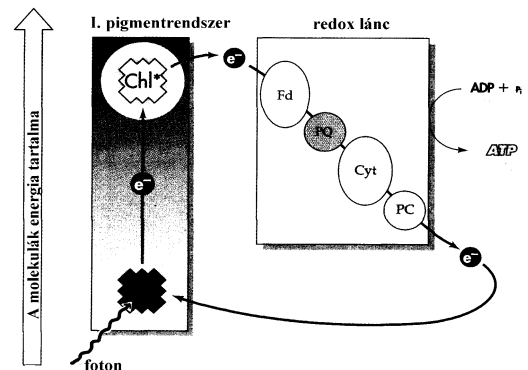


2.16. ábra. A klorofil szerkezete. A klorofilok hosszú szénhidrogén láncukkal illeszkednek a fosfolipid membrán hidrofób részébe. A klorofil gyűrűje hasonló a hemoglobin és a citokrómok hem csoportjához.

A ciklikus fotofoszfóriláció

A *ciklikus fotofoszfórilációban* csak egyetlen, az ún. I. típusú pigmentrendszer vesz részt (2.17. ábra). Ez jellemző egyes baktériumokra és bizonyos körülmények között a két pigmentrendszerrel rendelkező

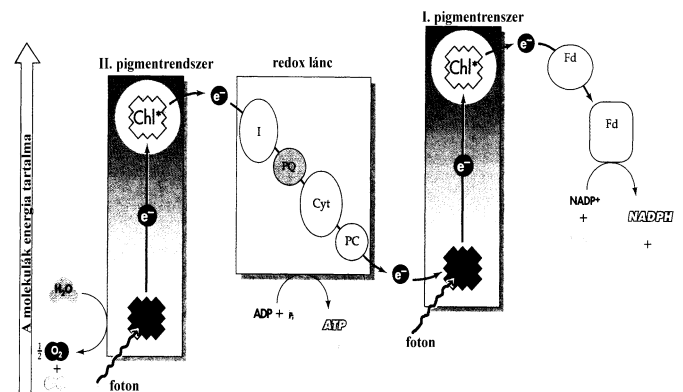
cianobaktériumokra és növényekre is. A ciklikus fotofoszfóriláció során a fényenergia felhasználásával csak ATP képződik, vízbontás és NADPH-termelés nem történik. A gerjesztett klorofil elektrona (az energia hordozója) ekkor is a tilakoid-membránba ágyazott fehérjékre jut. A fehérjék egy olyan oxidációs-redukciós láncot alkotnak, ahol vándorlása közben az elektron elveszti energiáját, de végül *visszajut a reakciócentrumba*. Az elektron energiája protonpompákat működtet, amelyek tevékenysége nyomán a tilakoidok belsejében nő a H⁺-ion koncentrációja. A tilakoidok belsejéből a sztrómába visszaáramló protonok energiáját az ATP szintáz alakítja át ATP-vé az ADP + P_i + energia = ATP reakció folyamán (ahol P_i a szervesetlen foszfát jele).



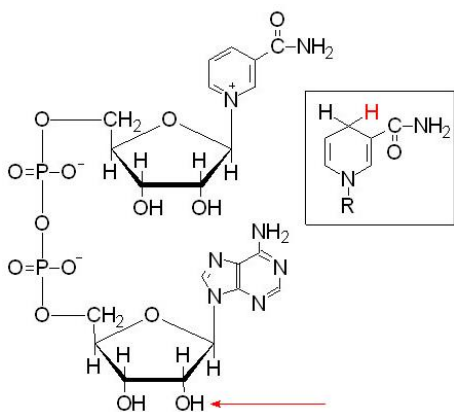
2.17. ábra. A ciklikus fotofoszfóriláció során a fény energiája csak ATP-ben raktározódik (az ábrán a protonpompák és a protongrádiens nincs feltüntetve).

A nemciklikus fotofoszfóriláció

A *nemciklikus fotofoszfórilációban* két pigmentrendszer vesz részt, és nem csak ATP képződik, hanem NADPH is (2.18. ábra). Az I. pigmentrendszer elektrona nem kerül vissza a pigmentrendszerre, hanem a NADP⁺-t redukálja NADPH-vá (2.18. és 2.19. ábra). Az "elvesztett" elektront a II. pigmentrendszerből származó elektron pótolja, amely a vízbontás során képződő hidrogénből származik (2.18. ábra), az O₂ pedig - mint melléktermék - kiválik. Az újabb elektron kiválásához és vándorlásához szükséges energiát mindig a pigmentek által elnyelt fényenergia biztosítja. Végeredményben tehát a II. pigmentrendszer kialakulása és a nemciklikus fotofoszfórilációval járó vízbontás és O₂-képződés miatt változott meg a Föld arculata.



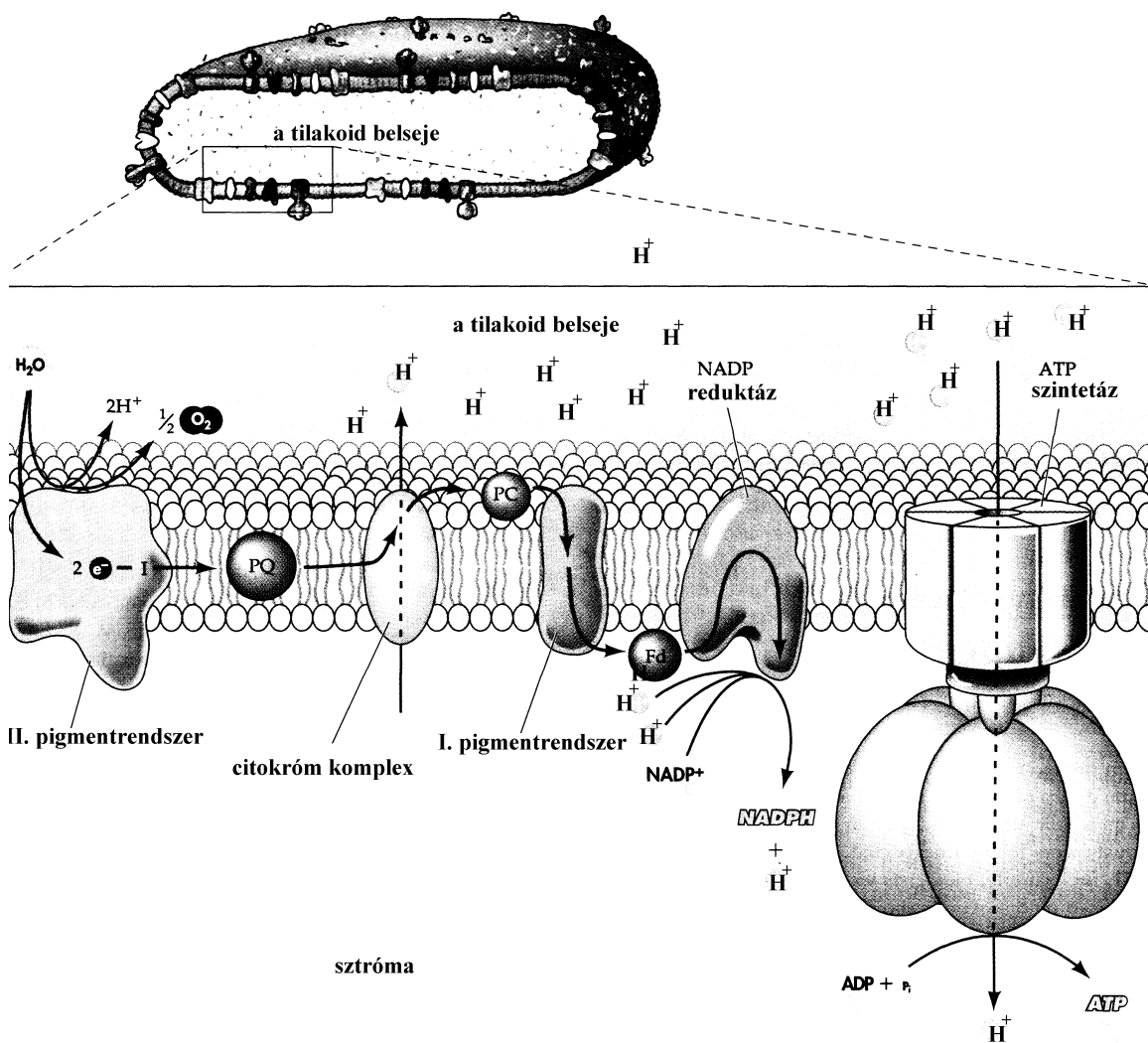
2.18. ábra. A nemciklikus fotofoszfóriláció eredményeként a fény energiája ATP-ben és NADPH-ban raktározódik, melléktermékként pedig O₂ képződik (a kialakult protongrádiens itt sincs feltüntetve).



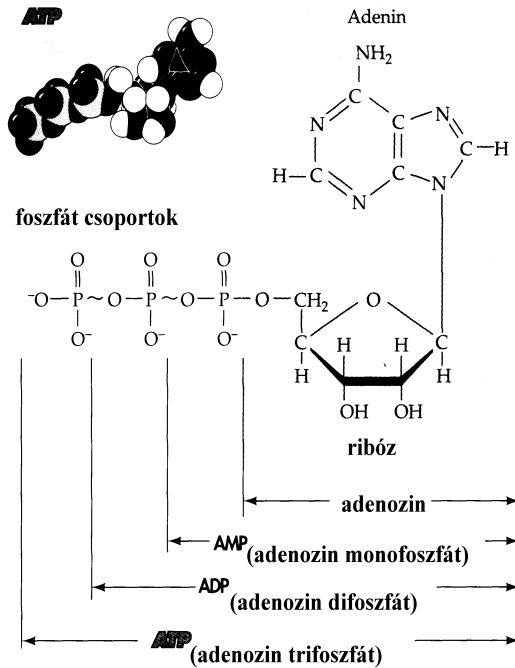
2.19. ábra. A NAD^+ (nikotinamid dinukleotid) szerkezete. A bekeretezett rész a redukált (NADH) formát ábrázolja. A NAD^+ -ban a \leftarrow nyíllal jelölt helyen foszfátcsoport van. Az elektronfelvétel során keletkező NADH és a NADPH a legfontosabb és leghatékonyabb elektron donorok a biokémiai reakciókban. A NADH többnyire a bontó, a NADPH az építő reakciók résztvevője.

Az ATP-képződés strukturális alapjai

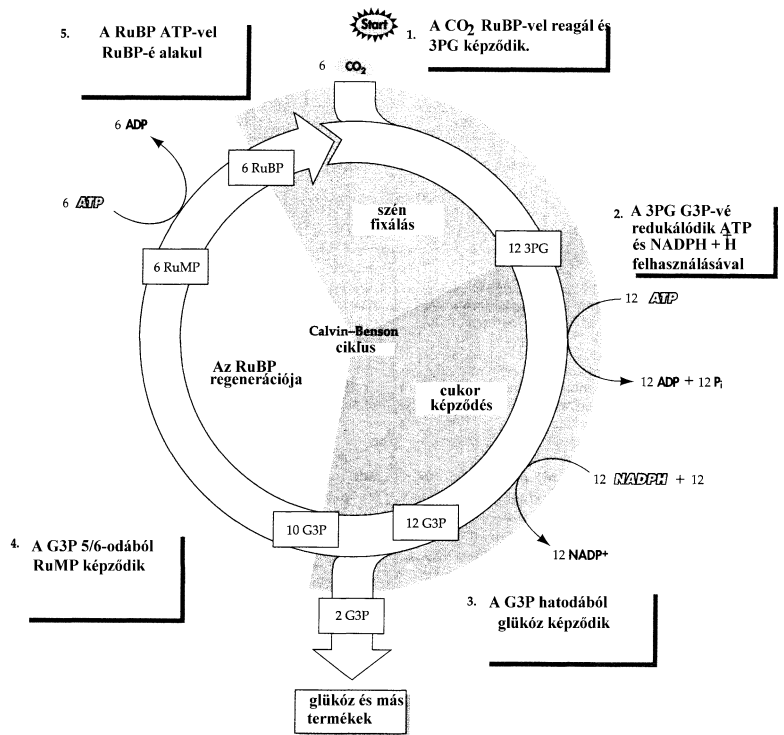
A víz bontása a tilakoid belsejében történik (2.20. ábra). Az elektron a II. pigmentrendszert elhagyva a membránba épült elektrontranszportláncon át az I. pigmentrendszerre jut. Mindeközben a citokróm-komplex - az elektron által leadott energia „költségén” - protonokat pumpál a sztrómából a tilakoid belsejébe. Az elektron az I. pigmentrendszer által hasznosított fényből nyert energia segítségével ismét magasabb energiaállapotba kerül, így képessé válik arra, hogy végül a nehezen redukálható NADP^+ -re jutva azt NADPH -vá redukálja. A fotoszintézis fényreakciói során a tilakoid belsejében tehát protonok halmozódnak fel (csökken a pH). A protonok, koncentrációjukat kiegyenlítő, a tilakoid belsejéből a sztrómába igyekeznek. Útjuk csak a tilakoidmembránba épült csatornán át vezethet. A csatorna az ATP-szintáz része - egy olyan enzimkomplexé, amely a protonok áramlásából származó energiát ATP-be építi (2.20. és 2.21. ábra).



2.20. ábra. A kloroplasztokban (a mitokondriumhoz hasonlóan –lásd később) az ATP az ún. kemiozmotikus mechanizmus szerint képződik: a protonok koncentráció-grádiensében rejlő energia révén.



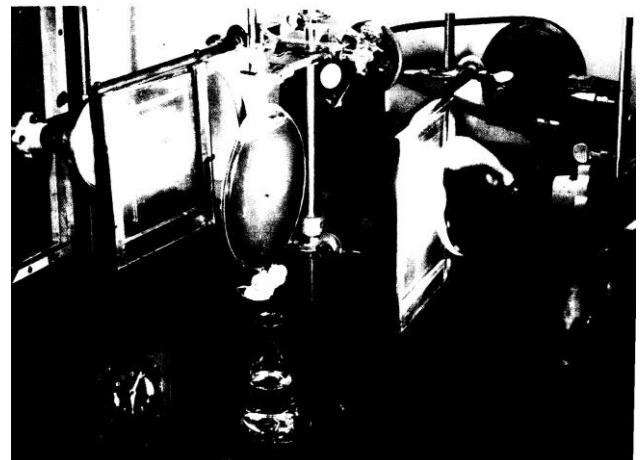
2.21. ábra. ATP.



2.22. ábra. A Calvin-Benson ciklus sematikus ábrázolása.

A fotoszintézis biokémiája: A Calvin-Benson ciklus

A nemciklikus fotofoszforiláció során a kloroplasztok sztrómájában tehát ATP és NADPH halmozódik fel, olyan molekulák, amelyek energiataralma magas - és amelyek szükségesek a CO₂ redukciójához. A CO₂ redukciója és a szerves anyagok szintézise a fotoszintézis „sötét”, fényt nem igénylő reakciója, az ún. Calvin-Benson ciklus során történik (2.22. ábra). A folyamat részleteit kiderítendő, Melvin Calvin, Andrew Benson és munkatársaik egy vékony üvegpalackba fotoszintetizáló algákat tettek. A palackba a szén sugárzó izotópját tartalmazó ¹⁴CO₂-t vezettek (2.23. ábra). A palackot erős fényel világították meg, hogy elkezdődjön a fotoszintézis. A palackból mintát engedtek forró alkoholba, hogy leállítsák a fotoszintézist és hogy kioldják a fotoszintézis termékeit. A minta komponenseit papírkromatográfiával elválasztották és autoradiográfiával tették láthatóvá. Amint azt a 2.24. ábra mutatja, a ¹⁴C már 30 másodperc múltán sokféle szerves anyagnak volt alkotója. Az első radioaktívan jelölt anyag a 3-foszfoglicerinaldehid (PGA). A Calvin-Benson ciklus részleteivel a biokémia tantárgy foglalkozik. Itt csupán azt hangsúlyozzuk, hogy a Calvin-Benson ciklusban a fotoszintézis fényreakcióiban megtermelt ATP és NADPH felhasználásával PGA keletkezik, amelyből glükóz és más olyan szerves anyagok képződnek, amelyekből (i) a fotoszintetizáló élőlények felépítik testüket és (ii) fotoszintézisre nem képes sejtjeik is (mitokondriumaikban) energiát nyerhetnek. Lényegében a fotoszintetizáló (fotoautotróf) élőlények által előállított szerves anyagok adják minden heterotróf élőlény életének az alapját.



2.23. ábra. Berendezés a fotoszintézis sötét reakcióinak tanulmányozásához.



2.24. ábra. A fotoszintézis termékeinek azonosítása papírkromatográfiával és autoradiográfiával.

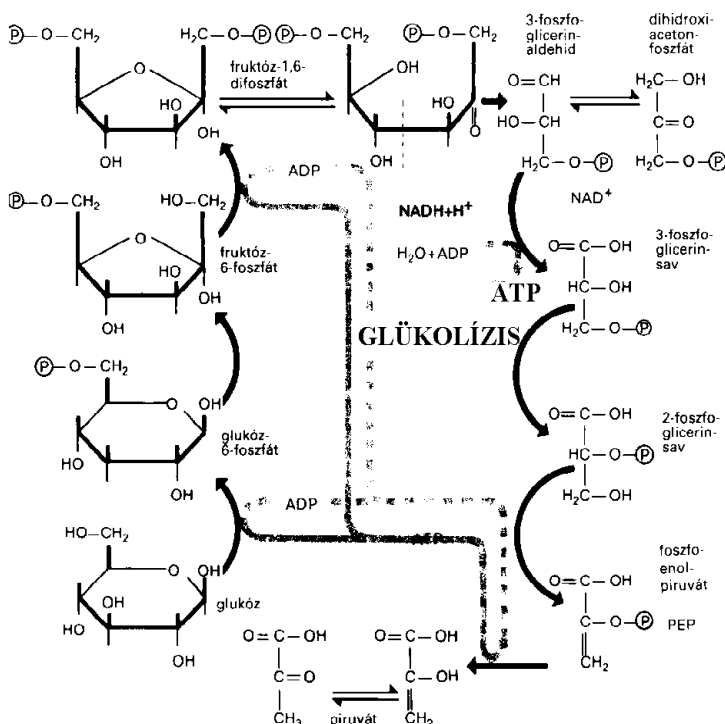
ENERGIATERMELÉS SZERVES ANYAGOK BONTÁSÁVAL

A sejtek a glükózban (vagy más szerves anyagban) raktározott energiát a körülményektől függően vagy (1) a glükolízis és a fermentáció, vagy (2) a glükolízis és a sejtlegzés folyamán szabadítják fel.

Ezekben az energiatermelő folyamatokban lényegében a szerves anyagok oxidációja következik be. Az energiatermelés apró, egymáshoz kapcsolódó enzimatis lépésekből áll. A szerves anyagok oxidációja nyomán felszabaduló energia végül ATP-ben raktározódik - ugyanis az ATP-ben raktározott energia az egyik legkönnyebben hozzáférhető az éppen zajló életfolyamatok számára. Hosszabb távra az élőlények makromolekulákban tárolnak energiát. A fontosabb szerves vegyületek energiataralma a következő: a szénhidrátké 17,2, a fehérjéké 17,2, a zsíroké 39,9 kJ/g (vagy 4,1, 4,1 és 9,3 kcal/g). Természetesen a hosszútávú energiartározók energiataralma visszaalakítható ATP-be.

Glükolízis

A glükolízis (a glükóz bontása) a szerves vegyületekből történő energia-felszabadító mechanizmusok legősibbiké, a citoszolban történik. A glükolízis során a glükóz csak részlegesen bomlik le: egy glükóz molekulából két piruvát (piruvát) molekula képződik, valamint NADH és két ATP (2.25. ábra). A glükolízis lényegében előkészítő lépés vagy a fermentációra, vagy a sejtlegzésre. Energiahozama csekély, mindössze 586 kJ/mol. (A glükolízis részleteivel a biokémia tantárgy foglalkozik.)



2.25. ábra. A glükolízis lépései.

Fermentáció

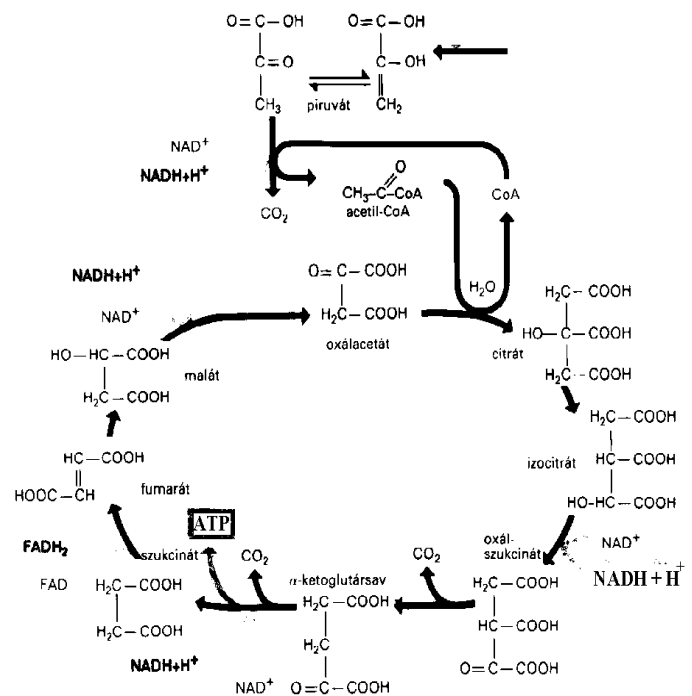
Anaerob, vagy csak kevés oxigént tartalmazó környezetben (munkavégzés során a vázizmokban is) a glükolízis a legfontosabb energiatermelő folyamat. Az élesztőkben a glükolízis folyamán képződő piruvát a citoszolban etanollá fermentálódik, erjed. A piruvátból CO₂ hasad ki és acetaldehid képződik, az acetaldehid NADH felhasználásával etilalkohollá redukálódik, miközben NAD⁺ képződik. A vázizmokban az erjedés végterméke a tejsav és a NAD⁺ (a tejsavtól érzünk izomlázat).

A piruvát átalakulása alkohollá vagy tejsavvá az erjedés során nem jár további energia felszabadulásával, csupán úgy hangolja át a sejtanyagcserét, hogy a glükolízis intenzitása az aerob körülmények közöttinek tízszeresére fokozódik. Végeredményben tehát a glükolízis a fermentációval kiegészítve mégis jelentős mennyiségű energia felszabadulásával járhat. Ám a glükolízis és a fermentáció végtermékei még mindig energiában gazdag vegyületek.

A vázizomsejtekkel szemben a legtöbb sejtfeleségből hiányzik az az enzimrendszer, amely a fermentációhoz szükséges. Következésképpen sejtjeink nagyon érzékenyek az oxigén hiányára - oxigén hiányában elsőként éppen az idegsejtek halnak el.

Sejtlegzés

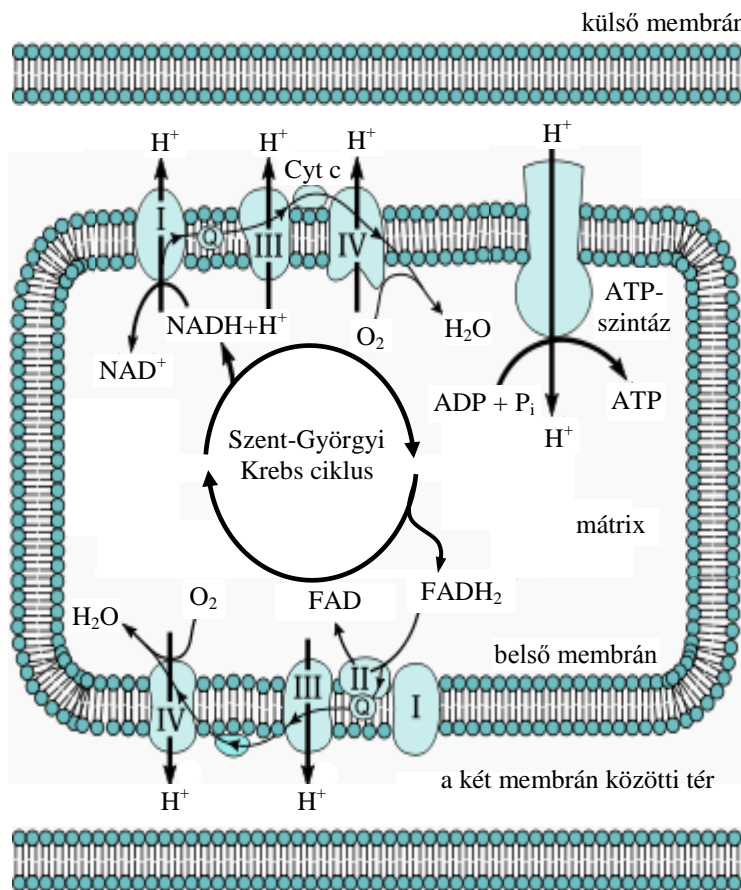
A sejtlegzés során összességében energia szabadul fel, miközben a szerves anyagokból származó hidrogén a légkörből származó oxigénnel egyesül, valamint CO₂ és H₂O képződik. A reakció ilyen tekintetben a fordítottja annak, amellyel a fotoszintézis tanulmányozása során megismerkedtünk. A sejtlegzés során felszabaduló energia ATP-ben raktározódik. Hogyan képződik ATP a sejtlegzés folyamán?



2.26. ábra. A Szent-Györgyi-Krebs ciklus lépései.

A glükolízis eredményeként képződő piruvát sav a mitokondriumokba jut, ahol az ún. Szent-Györgyi-Krebs (citromsav, trikarbonsav) ciklusban, egymást követő enzimatis lépések során fokozatosan bomlik le, miközben CO_2 hasad ki és NADH képződik (2.26. ábra.) (A Szent-Györgyi-Krebs ciklussal részletesen a biokémia foglalkozik.)

A Szent-Györgyi-Krebs ciklus a mitokondriumok belsejében (a mátrixban) zajlik. A ciklusban résztvevő csaknem minden enzim a mátrix része. A képződő NADH az elektronját a mitokondrium belső membránjába beágyazott elektrontranszportlánc, az ún. légzési lánc első tagjának, a NADH-Q reduktnak adja át (2.27. ábra). Az elektron tovább „csorog” az oxidációs-redukciós elemekből álló légzési láncon, egészen az O_2 -ig, a rendszer legerősebb oxidáló eleméig (2.27. ábra). Az O_2 átveszi az elektronokat, majd protonokat vesz fel a mátrixból, és közben vízzé alakul. Megjegyzendő, hogy az O_2 általában bőségesen rendelkezésre áll. A végtermék víz nem toxikus, könnyen eltávolítható, mint ahogy a CO_2 is.



2.27. ábra. A légzési lánc a mitokondrium belső membránjában, valamint az ATP képződés kemiozmotikus mechanizmusa.

Az ATP-képződés strukturális alapjai

A légzési lánc elemei, miközben elektronokat továbbítanak, a kis „csomagokban” felszabaduló energia révén protonokat pumpálnak a mitokondrium belső membránján át a mitokondrium belsejéből a két membrán közötti térbe (2.27. ábra). A légzési lánc működésének eredményeként csökken a mitokondrium

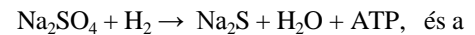
két membránja közötti tér pH-ja. Az ún. kemiozmotikus modell értelmében (Peter Mitchell, 1961) a protonok a mitokondrium belsejébe igyekeznek visszadiffundálni. A protonok diffúziója egy olyan csatornán keresztül valósul meg, amely a belső mitokondriális membránba ágyazott ATP-szintáz enzimkomplex része. Az ATP-szintáz a protonáramlás energiájával az $\text{ADP} + \text{P}_i = \text{ATP}$ reakcióban ATP-t szintetizál. A folyamatot oxidatív foszforiláció is nevezik, hiszen oxigén jelenlétében foszforilálódik az ADP.

A mitokondriumok belső membránjában vannak olyan hőmérsékletre érzékeny, nyitható/zárható csatornácskák is, amelyeken a protonok az ATP-szintáz csatornájának megkerülésével juthatnak be a mitokondriumok belsejébe. Az ilyen „menedékcsoportok” átáramló protonok energiája hővé alakul. A termogénin nevű fehérje által alkotott „menedékcsoportok” állapotban elsősorban az ún. barna zsírszövet sejtjeiben gyakoriak, és a hőgazdálkodás fontos tényezői. Bizonyos esetekben a kóros elhízás kapcsolatban van a „menedékcsoportok” genetikailag hibás funkciójával.]

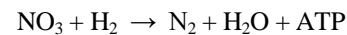
A Szent-Györgyi-Krebs ciklus és az aerob légzés sok baktériumfaj sejtjeiben is zajlik, és ATP is képződik, annak ellenére, hogy a baktériumokban természetesen nincsenek mitokondriumok. Az aerob légzéssel energiát termelő baktériumok sejtthártyája nagyon hasonlít, és úgy is működik, mint a mitokondriumok belső membránja.

Vannak anaerob körülmények között élő, és mégis oxigént redukáló baktériumok is. Ők nem az O_2 -re, hanem kémiai kötött oxigénre továbbítják elektronjaikat. Példaként említjük

- a szulfátredukáló baktériumokat



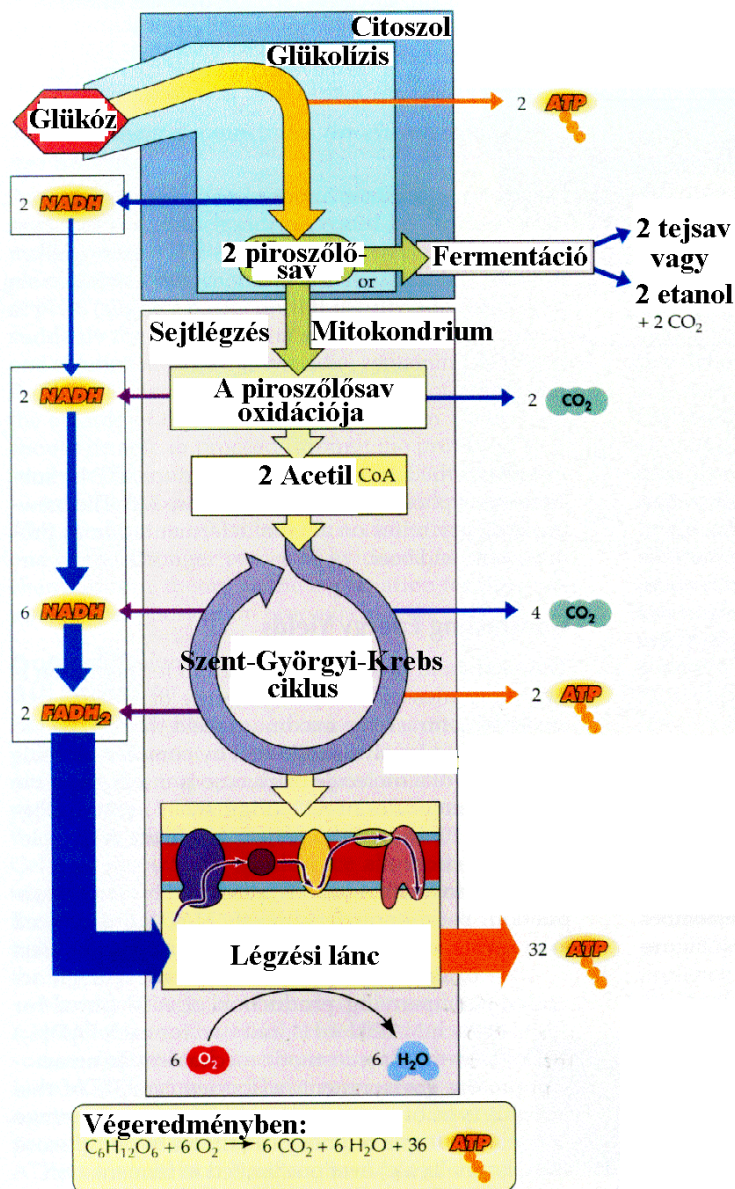
- a denitrifikáló baktériumokat



A denitrifikáló baktériumok a termőtalan nitrát tartalmát használják el, amely a növények egyetlen nitrogénforrása, komoly károkat okozva a mezőgazdaságnak. Az anaerob denitrifikáló baktériumok legnagyobb ellensége a szántás...

A sejtek energiagazdálkodásának hatékonysága

Egy mól glükóz elégetése során (O_2 -ben) 2880 kJ energia képződik. A glükóznak a sejtjeinkben történő elégetése folyamán az általános elképzelések szerint elméletileg 38 ATP molekula képződhet: 2 a glükolízis, 2 a Szent-Györgyi-Krebs ciklus és 34 az oxidatív foszforiláció során (2.28. ábra). A valóságban ez soha nem teljesül a folyamat „költségei” (pl. a piruvát savat be kell juttatni a mitokondrium mátrixába), a belső membrán igen alacsony, de létező proton-áteresztőképessége és az egyes részfolyamatok nem 100%-os hatékonysága miatt. A valóságban maximum ~30 ATP keletkezhet egy glükózból a glükolízis és a sejtlegzés során.



2.28. ábra. A glükózbontás lépéseinek sematikus ábrázolása, különös tekintettel az ATP képződésére.

ÖSSZEFOGLALÁS

Az autotróf élőlények az életfolyamataikhoz szükséges alapanyagokat képesek szervesetlen anyagokból előállítani, energiájukat pedig szervesetlen anyagok oxidációja során vagy fényenergiából nyerik, amely magasabb energiaállapotú elektront, és annak „átadogatásával” protongrádiens eredményez. Azért nincs szükségük szerves anyagokra, mert az általuk előállított energia egy részét képesek a CO_2 megkötésére, szerves anyagokká történő redukálására is felhasználni.

A cianobaktériumok és a növények a víz fotólíziséből pótolják a fotoszintézisük során elvesztett elektront. A fotólízis „mellékterméke” az O_2 , amely egyben a fotoszintézisre nem képes aerob állati és növényi sejtekben a sejtlégzés, az oxidatív foszforiláció alapja.

A heterotróf élőlények testük anyagaihoz az autotrófok (döntő többségükben a fotoszintetizáló növények) által előállított szerves anyagokat használják fel. Energiájukat pedig - egyes fotoszintetizáló heterotróf baktériumok kivételével - szintén az autotrófok által termelt szerves

anyagok bontásával és oxidatív foszforilációjával nyerik. Ily módon a heterotróf élőlények közvetve szintén a Nap energiáját hasznosítják életjelenségeikhez.

Akár közvetlenül fényenergiát (fotoszintézis) vagy szervesetlen anyagok oxidálását, akár szerves anyagokban lévő kémiai kötések bomlását hasznosítja a sejt, az energia ATP-be történő építése leghatékonyabban először protongrádiens kialakításával, majd a protonok membránba ágyazott ATP-szintázon keresztül történő átáramlásával történhet. A sejtek számára elegendő mértékű energiatermelés tehát nem létezik erre specializálódott membránok nélkül!!