

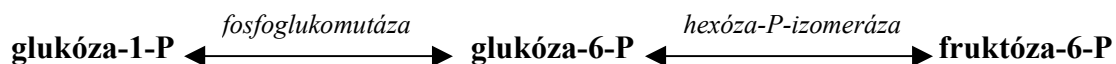
## 4. Respirace

V procesech fotosyntetické asimilace CO<sub>2</sub> se tvoří sacharidy, které představují základní zdroj energie a organicky vázaného uhlíku a jsou nezbytné nejen pro život rostlin ale také pro všechny organizmy heterotrofní. **Energie uložená v sacharidech je řízeně uvolňována** v procesech, které se souhrnně nazývají **dýchání** neboli **respirace**. Získává se v nich redukční síla v **NADH**, energie ve formě **ATP** a **substráty** pro syntézu dalších důležitých metabolitů. Respirace konvenčně zahrnuje **glykolýzu**, **Krebsův cyklus** a **transport elektronu v dýchacím řetězci**. Do procesů respirace však mohou vstoupit i látky vzniklé odbouráváním proteinů nebo lipidů (kap. 10.2.1.). Za normálních podmínek se respirace jako celek vně projevuje **spotřebou O<sub>2</sub>, uvolňováním CO<sub>2</sub> a vznikem H<sub>2</sub>O**.

Jako **glykolýza** je obvykle chápán sled metabolických reakcí, kterými je fosforylovaná **hexóza** štěpena na **fosforylované triózy**, které jsou dále metabolizovány na **pyruvát**. Glykolýza poskytuje jen **malé množství ATP** a **NADH**. Pyruvát je metabolizován - dekarboxylován a oxidován - ve sledu reakcí, které se označují jako **Krebsův cyklus**, a probíhají v mitochondriích. V této fázi se získává 1 ATP, 4 NADH a 1 FADH<sub>2</sub>. Na Krebsův cyklus navazuje **přenos elektronů v dýchacím řetězci**, kde se získává **ATP** (obr. 3-23.).

### 4.1. Glykolýza

**Glykolýza** probíhá v **cytoplasmě**. Některé reakce, které řadíme do glykolýzy, probíhají také výjimečně v plastidech. Obecně je počátek glykolýzy kladen do hotovosti (zásoby, poolu) **hexóz**. Hexózový pool tvoří, vedle jiných hexóz, především snadno přeměnitelné hexózy glukóza-1-P, glukóza-6-P a fruktóza-6-P. Přeměna **glukóza-1-P ↔ glukóza-6-P** je katalyzována **fosfoglukomutázou**, přeměna **glukóza-6-P ↔ fruktóza-6-P** je **izomerace**, katalyzovaná hexóza-P izomerázou.



Z hexózového poolu vychází ještě jedna metabolická cesta, která se nazývá **pentózový cyklus**. V prvních reakcích této metabolické cesty je glukóza-6-P oxidativně dekarboxylován na ribulóza-5-P. Hexózový pool tak poskytuje sacharidy pro vznik dalších sacharidů, jejichž funkce je strukturní (xylóza, galaktóza, fukóza, ribóza, deoxyribóza), transportní (sacharóza, transportní oligosacharidy) nebo metabolická (např. erytróza-4-P). Při oxidaci glukóza-6-P v pentózovém cyklu vzniká **NADPH**.

**Volné hexózy** vznikají **rozkladem škrobu** (v plastidech), **sacharózy** (v cytoplasmě, buněčné stěně nebo ve vakuole) nebo **fruktanů** (ve vakuole). Odbouráváním škrobu v plastidech vzni-

ká glukóza nebo glukóza-6-P, při štěpení sacharózy sacharózasyntázou vzniká fruktóza a UDP glukóza, při štěpení invertázou glukóza a fruktóza. Rozkladem fruktanů vzniká fruktóza. Před vstupem do glykolýzy musí být hexózy fosforylovány. **Fosforylace hexóz** je katalyzována enzymy, které se nazývají **hexokinázy**, a jako zdroj fosfátu používají **ATP**. Vnitřní energie hexóz fosforylací stoupá. Hexokinázy se vyskytují v mnoha formách (izoenzymech), které jsou pro určitá pletiva specifické a mají různou substrátovou specifitu.

Na počátku glykolýzy je **fruktóza-6-P** fosforylován na **fruktóza-1,6-bisfosfát** (obr. 4-1.). Tento krok je katalyzován dvěma různými enzymy – **ATPfosfofruktokinázou**, která jako zdroj fosfátu používá ATP (reakce je nevratná), nebo **PPifosfofruktokinázou**, která při fosforylaci štěpí **pyrofosfát** (PPi). Tato reakce je vratná a vedle fosforylované fruktózy poskytuje anorganický fosfát Pi. Opačná reakce - defosforylace fruktóza-1,6-P<sub>2</sub> na fruktóza-6-P je katalyzována fruktóza-1,6-P<sub>2</sub> fosfatázou. Na úrovni fosforylace fruktóza-6-P a jeho defosforylace je sacharidový metabolismus významně regulován. Důležitou regulační úlohu hraje molekula **fruktóza-2,6-P<sub>2</sub>**.

▲ **ATPfosfofruktokináza** má cytosolový a plastidový izoenzym, oba izoenzymy jsou inhibovány PEP a aktivovány anorganickým Pi. **Fruktóza-1,6-P<sub>2</sub>fosfatáza** má cytosolovou i plastidovou formu, nevyskytuje se však v plastidech heterotrofních pletiv jako jsou např. pletiva kořene, zásobních orgánů (hlíz) nebo endosperm. **PPi-fosfofruktokináza** je enzym přítomný pouze v cytosolu, jeho význam je patrně především v tom, že spotřebovává PPi a zvyšuje hladinu Pi v cytosolu (v plastidech je PPi štěpen specifickou fosfatázou na Pi a Pi). Sledované transgenní rostliny s výrazně sníženou nebo s výrazně zvýšenou hladinou PPi fosfofruktokinázy nevykazovaly růstové odchylky od rostlin normálních. Štěpení pyrofosfátu má u rostlin evidentně alternativní cesty. Ústřední regulační molekulou fosforylace fruktóza-6-P na fruktóza-1,6-P<sub>2</sub> v cytosolu je fruktóza-2,6-P<sub>2</sub>, který inhibuje fruktóza-1,6-P<sub>2</sub>fosfatázu a směřuje tak tok hexóz do glykolýzy (obr. 4-2.). Fruktóza-2,6-P<sub>2</sub> je syntetizován z fruktóza-6-P specifickou kinázou (fruktóza-6-P<sub>2</sub>-kinázou), která je aktivována Pi a fruktóza-6-P a inhibována trióza-P. Fruktóza-2,6-P<sub>2</sub> je odbouráván specifickou fosfatázou, která je inhibována anorganickým Pi. **Na světle hladina Pi v cytosolu určuje možnosti exportu trióza-P z chloroplastu.**

Fruktóza-1,6-P<sub>2</sub> je štěpen aldolázou na dihydroxyaceton-P a 3-P-glyceraldehyd. Rovnováha mezi těmito produkty je udržována enzymem izomerázou. Do glykolýzy mohou přímo vstupovat i **fosforylované triózy**, které jsou z chloroplastů transportovány do cytoplazmy při fotosyntéze. Další reakce glykolýzy jsou reakce opačného charakteru než reakce, které probíhají v prvních fázích Calvinova cyklu – **3-P-glyceraldehyd je oxidován na kyselinu 1,3-bisfosfoglycerovou** (obr. 3-23.). Při této reakci se uvolní dostatek energie k redukci NAD<sup>+</sup> na NADH a k **navázání Pi** na substrát. Vzniká **1,3-bisfosfoglycerová kyselina**. Tento produkt je silný donor fosfátu a energie, při jeho odštěpení se uvolní 18,9 kJ . mol<sup>-1</sup> ( 4,5 kcal . mol<sup>-1</sup>). Enzym fosfoglycerátkináza katalyzuje přenesení fosfátu z pozice 1 na ADP, vzniká **ATP** a **3-P-glycerát**. Tento typ vzniku ATP se nazývá **substrátová fosforylace**.

▲ 3-P-glycerát může být transportován do chloroplastu, vstoupit do Calvinova cyklu (obr. 3-23.), být fosforylován a redukován a jako trióza-P opět přenést redukční sílu a ATP do cytosolu. Funkce tohoto „glycerátového člunku“ je důležitá např. při nedostatku CO<sub>2</sub>.

Další dva kroky glykolýzy nevedou ke vzniku redukováných kofaktorů ani k tvorbě ATP. Fosfát z pozice 3 je enzymem fosfoglyceromutázou přenesen do pozice 2, enzym enoláza odštěpí molekulu vody a vzniká jeden z velice důležitých metabolitů u rostlin – **fosfoenolpyruvát (PEP)**, (obr. 4-3.). Tyto dvě reakce glykolýzy neprobíhají v chloroplastech, PEP je však do chloroplastu z cytosolu transportován. Energie uvolněná při odštěpení jeho fosfátové skupiny ( $30,5 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1} = 7,3 \text{ kcal} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) je v obou kompartmentech použita k tvorbě **ATP**. Při této reakci, která je katalyzovaná enzymem pyruvátkinázou a je **nevratná**, vzniká **pyruvát**. Pyruvát z cytosolu vstupuje do další fáze respirace, do procesů, které se souborně označují jako **Krebsův cyklus** a probíhají v matrix mitochondrie. Pyruvát však může být také transaminován na **alanin** a vstoupit do metabolismu proteinů.

▲ U rostlin existuje patrně ještě **alternativní cesta**, kterou je PEP metabolizován na pyruvát. Reakce má charakter hydrolýzy, je katalyzována enzymem PEPfosfatázou, nevzniká při ní ATP ale anorganický fosfát (Pi) a probíhá ve vakuole. Aktivita PEPfosfatázy stoupá při nedostatku fosfátu (obr. 4.4).

Za podmínek **hypoxie** (nedostatek kyslíku) nebo **anoxie** (absence kyslíku) je inhibována konečná fáze respirace, v níž je kyslík konečným akceptorem elektronu. Inhibován je však nejen elektrontransportní řetězec ale i procesy Krebsova cyklu. NAD je v redukované formě jako NADH a NAD<sup>+</sup> pro oxidaci 3-P-glyceraldehydu se nedostává. Za těchto podmínek je pyruvát v cytosolu metabolizován jinými cestami (obr. 4-1.), které NAD<sup>+</sup> poskytnou. NAD<sup>+</sup> je pak používán při oxidaci 3-P-glyceraldehydu na 1,3-P<sub>2</sub>-glycerát a otevírá se tak cesta ke vzniku 2 ATP z glykolýzy. **Pyruvát je metabolizován na etanol a CO<sub>2</sub>** nebo na **laktát**. Těmto procesům se říká **fermentace** (kvašení). Etanol je produktem **kvašení alkoholového**. Alkoholové kvašení je u rostlin za anaerobních podmínek častější než druhý typ fermentace - **kvašení mléčné**, jehož produktem je kyselina mléčná (laktát). U rostlin se vyskytují oba typy kvašení např. v kořenech na podmáčených nebo zaplavených půdách, mléčné kvašení se objevuje méně často a dříve, později je vystřídáno etanolem. Etanol je pro buňku méně škodlivý než laktát, který působí okyselení cytosolu.

## 4.2. Pentózový cyklus

**Pentózový cyklus** vychází z **glukóza-6-P** a má společné metabolity s glykolýzou a s Calvinovým cyklem. Reakce této metabolické cesty probíhají v cytosolu, v nezelených plastidech a ve tmě i v chloroplastech (na světle by tato cesta konkurovala Calvinovu cyklu, proto je inhi-

bována). Vedle **NADPH** pentózový cyklus poskytuje cenné metabolity – pentózy a tetrózu, které vstupují do jiných metabolických cest a může vést k regeneraci hexóz. Reakce však většinou netvoří uzavřený cyklus.

První reakce pentózového cyklu má **oxidační charakter**, glukóza-6-P je oxidován na **glukonolakton-6-P** (obr. 4-5.), reakci katalyzuje enzym glukóza-6-P dehydrogenáza a vzniká při ní **NADPH**. Glukonolakton-6-P je hydrolyzován na **6-P-glukonát**. Tato reakce je prakticky **nevratná** ( $\Delta G^{0'} = -20,9 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ ). V následující reakci je 6-P-glukonát dekarboxylován na **ribulóza-5-P**, při čemž vzniká další **NADPH**. Ribulóza-5-P je izomerován na ribóza-5-P nebo epimerován na xylulóza-5-P. V dalších reakcích fosforylované sacharidy podléhají vzájemným přeměnám a vznikají sacharidy se 4 až 7 atomy C. Význam těchto reakcí v cytosolu je především v tom, že poskytují důležité intermediáty sacharidového typu. **NADPH** může být využit externí dehydrogenázou ve vnitřní membráně mitochondrie k tvorbě redukovaného ubiquinonu, proto je obvykle pentózový cyklus zahrnován do procesů respiračních. V nezeleňných plastidech a v chloroplastech ve tmě je pentózový cyklus základním zdrojem redukční síly.

### 4.3. Krebsův cyklus

**Krebsův cyklus** (syn. cyklus kyseliny citronové, citrátový cyklus, cyklus trikarboxylových kyselin, TCA cyklus z angl. *tricarboxylic acid cycle*) navazuje na glykolýzu a jeho reakce probíhají v **mitochondriích**.

Byl popsán britským fyziologem sirem H. A. Krebsem (1900 až 1981) v r. 1937. Za objev funkce koenzymu A dostal s F. A. Lipmannem Nobelovu cenu (1953).

▼ **Mitochondrie** jsou **buněčné organely** endosymbiotického původu. Jsou kulovité nebo protáhlé, dlouhé 1 až 4  $\mu\text{m}$  a 0,5 až 1  $\mu\text{m}$  široké. Množí se dělením. Mohou opět fúzovat a tvořit delší řetězce nebo struktury síťovitého charakteru. Počet mitochondrií v buňce je dán funkcí buňky, obvykle je jich několik set. Na povrchu mitochondrií jsou dvě membrány. **Vnější membrána** je hladká a značně propustná. **Vnitřní membrána** tvoří četné vchlípeniny do centrálního prostoru, zvané **kristy**, a transport přes ni je vysoce selektivní a řízený. Vnitřní membrána obsahuje některé typy fosfolipidů, které se v jiných membránách nevyskytují (např. kardiolipin) a velké množství (až 70%) proteinů. Vnitřní membrána je **nepropustná pro protony**, což umožňuje vznik protonového elektrochemického gradientu při přenosu elektronu v dýchacím řetězci (konečná fáze respirace, gradient je využit k syntéze ATP). Prostor ohraničený vnitřní membránou je vyplněn mitochondriální **matrix**. V matrix probíhají reakce Krebsova cyklu a některé procesy fotorespirace. Mitochondrie mají vlastní avšak neúplnou **genetickou výbavu**. Rozsahem je genom mitochondrie velmi variabilní, u rostlin je tvořen 200 kb (pupalka – *Oenothera*, brukev – *Brassica*) až 2600 kb (dýně – *Cucumis melo*). Mitochondriální DNA (mtDNA) u rostlin obsahuje mezi geny značné množství nekódujících sekvencí a často tvoří různě velké kruhové molekuly DNA, umístěné ve specifické oblasti matrix, zvané nukleoid. MtDNA obsahuje geny pro proteiny struktur sloužících přenosu elektronu v dýchacím řetězci, pro ATPsyntázu a některé proteiny nezbytné pro translaci. Většina enzymů nutných pro replikaci, transkripci a translaci mtDNA a pro průběh Krebsova cyklu je kódována v jádře, syntetizována na cytoplazmatických ribozomech a do mitochondrií transportována. MtDNA však obsahuje řadu sekvencí homologních s plas-



tidovou nebo nukleární DNA (tzv. promiskuitní DNA). Mitochondrie meristemických buněk obsahují obvykle více kopií mtDNA (jsou polyploidní). V dalším vývoji buňky se počet kopií DNA v mitochondrii snižuje neboť dělení mitochondrií není doprovázeno replikací mtDNA.

Glykolýza je s Krebsovým cyklem propojena nejen přes pyruvát (obr. 4-4.). Existují další cesty, které začínají **karboxylací PEP** v cytoplazmě. Na PEP je navázán hydrogenuhličitanový anion  $\text{HCO}_3^-$ , vzniká **kyselina oxaloctová** (anion oxalacetát) a uvolňuje se **Pi**. Reakce je katalyzována **PEPkarboxylázou** a je prakticky nevratná (tuto reakci využívají rostliny C4 a CAM k fixaci  $\text{CO}_2$ ). Oxalacetát může být transportován do mitochondrie (na obr. 4-4. znázorněno tenkou přerušovanou linií) a vstoupit do reakcí Krebsova cyklu nebo může být dále v cytoplazmě redukován na **malát**. Na rozdíl od reakce, která u jedné metabolické formy rostlin C4 probíhá v chloroplastu a redukčním agens je NADPH, redukční reakce propojující glykolýzu s Krebsovým cyklem probíhá **v cytoplazmě** a **malátdehydrogenáza**, která reakci katalyzuje, jako zdroj elektronů pro redukci využívá **NADH**. Takto vzniklý **malát je transportován do mitochondrie**, kde je oxidován na oxalacetát nebo oxidativně dekarboxylován na pyruvát. Transport malátu přes vnitřní membránu mitochondrie zajišťuje dikarboxylátový transportér, výměnou za fosfát  $\text{Pi}^{2-}$ . Při **oxidativní dekarboxylaci** malátu v mitochondrii vzniká vedle **pyruvátu NADH** a uvolňuje se  **$\text{CO}_2$** . Tato reakce je katalyzována enzymem, který se nazývá  **$\text{NAD}^+$  dependentní jablečný enzym** (angl.  *$\text{NAD}^+$  malic enzyme*).

■ Tyto reakce využívají **rostliny C4**, které transportují z mezofylu do buněk pochev cévních aspartát. V mitochondrii je aspartát deaminován na oxalacetát, oxalacetát redukován na malát, který je oxidativně dekarboxylován na pyruvát (obr. 3-30.). Oxid uhličitý, který se při této reakci v mitochondriích buněk pochvy cévních svazků uvolňuje, je v chloroplastech znovu asimilován v Calvinově cyklu a využit k tvorbě asimilátů sacharidového typu.

**Pyruvát** vzniklý glykolýzou je jako anion transportován přes vnitřní membránu mitochondrie do matrix monokarboxylátovým transportérem výměnou za  $\text{OH}^-$ . **V matrix mitochondrie je pyruvát oxidativně dekarboxylován**, uvolňuje se  **$\text{CO}_2$** , vzniká **acetylKoA** a **NADH**. Tato metabolická přeměna zahrnuje několik kroků, reakci katalyzuje enzym pyruvátdehydrogenáza. **Pyruvátdehydrogenáza** je komplexní protein, tvořený několika podjednotkami, k reakci je třeba několik kofaktorů vázaných - **thiaminpyrofosfát**, **lipoová kyselina**, **FAD**, a kofaktorů volných - **koenzym A** a  **$\text{NAD}^+$** . Pyruvát je **dekarboxylován na acetát**, který je přes vázané kofaktory přenesen na KoA za vzniku **acetylKoA** a redukce FAD na  **$\text{FADH}_2$** .  **$\text{FADH}_2$**  redukuje volný kofaktor  **$\text{NAD}^+$**  na  **$\text{NADH} + \text{H}^+$** , sumárně lze proces znázornit schématem na (obr. 4-6.). Aktivace a inaktivace komplexu pyruvátdehydrogenázy je významný článek regulace energetického metabolismu. Enzymový komplex je **aktivován pyruvátem** a **inaktivo-**

ván vysokou hladinou ATP, NADH, acetylKoA a amoniaku (souvisí se zvýšenou fotorespirací). Jedním z mechanismů regulace je fosforylace, kterou katalyzuje specifická kináza.

**AcetylKoA kondenzuje s oxalacetátem na citrát**, produkt se 6 atomy C a 3 karboxylovými skupinami (obr. 4-7.), KoA se uvolňuje a může se účastnit dalších reakcí Krebsova cyklu. Kondenzace, katalyzovaná citrát syntázou, je následována **izomerací na izocitrát**. Další reakce Krebsova cyklu má opět charakter **oxidativní dekarboxylace** a jejími produkty jsou **CO<sub>2</sub>**, **NADH** a **kyselina α-ketoglutarová** (oxoglutarová). Také další krok Krebsova cyklu, v němž je metabolizována kyselina α-ketoglutarová, má charakter **oxidativní dekarboxylace - uvolňuje se CO<sub>2</sub>**, **NAD<sup>+</sup>** je redukován na **NADH** a zbytek uhlíkatého skeletu je vázán na KoA ve formě **sukcinylKoA**. Reakce je katalyzována enzymovým komplexem, α-ketoglutarátdehydrogenázou, který je podobný pyruvátdehydrogenáze, tento krok však není předmětem tak významné komplexní regulace. Energie uvolněná při štěpení sukcinylKoA na **sukcinát** (jantarán) a **volný KoA** je využita k navázání anorganického fosfátu na ADP za **vzniku ATP**. Jedině tento krok Krebsova cyklu vede přímo ke vzniku ATP. Vznik ATP je charakteristický pro rostliny, u živočichů při této reakci vzniká GTP. Další krok, **oxidace sukcinátu na fumarát**, není, na rozdíl od předcházejících oxidačních procesů, spojen se zkrácením uhlíkatého skeletu (dekarboxylací). Enzym, který tuto reakci katalyzuje – **sukcinátdehydrogenáza** - je vázán v **komplexu II ve vnitřní membráně mitochondrie**. Komplex II je součástí dýchacího řetězce přenášejícího elektron (poslední fáze respirace). Kofaktor, přenášející vodíky při oxidaci sukcinátu na fumarát, je FAD, který se redukuje na **FADH<sub>2</sub>**. **Fumarát je hydratován na malát** za katalýzy enzymem fumarázou. Sukcinátdehydrogenáza a fumaráza, jsou enzymy charakteristické pro mitochondrie a v jiných organelách nebo kompartmentech zatím nebyly prokázány. V další reakci je **malát oxidován na oxalacetát**, reakce je katalyzována malátdehydrogenázou. Oxidace malátu na oxalacetát je spojena s redukcí **NAD<sup>+</sup>** na **NADH + H<sup>+</sup>** a představuje konečný krok Krebsova cyklu. Malát může být metabolizován také alternativní cestou, již popsanou oxidativní dekarboxylací, katalyzovanou **NAD<sup>+</sup>** jablečným enzymem, při níž vzniká **CO<sub>2</sub>**, **NADH** a pyruvát. Oxalacetát, nutný pro kondenzaci s acetylKoA a vznik citrátu, může být také transportován z cytoplazmy. Tyto alternativní cesty, vycházející z PEP a propojující glykolýzu s Krebsovým cyklem přes oxalacetát a malát jsou charakteristické a specifické pro rostliny. Umožňují vznik důležitých produktů Krebsova cyklu, získání redukováných kofaktorů **NADH** a **FADH<sub>2</sub>** a v konečné fázi i energie ve formě ATP ze sacharidů bez účasti pyruvátu z glykolýzy, tedy i v situacích, kdy je pyruvát používán v cytoplazmě pro jiné metabolické děje (např. transaminace na alanin) a není transportován do mitochondrie k respiraci. Tyto alternativní cesty zajišťují také průběh cyklu v situacích, kdy meziproducty Krebsova

cyklu, např. kyselina  $\alpha$ -ketoglutarová nebo oxaloctová jsou využívány jako substráty pro syntézu jiných látek než jsou metabolity Krebsova cyklu. Proto mnohé rostliny, nejen rostliny CAM, tvoří množství malátu, který skladují ve vakuolách.

**Význam glykolýzy a Krebsova cyklu** nespočívá jen v tvorbě ATP a redukovaných kofaktorů NADH. V těchto procesech vznikají metabolity, které slouží jako substráty pro syntézu dalších důležitých látek. Význam fosfoenolpyruvátu pro fixaci  $\text{HCO}_3^-$  již byl připomenut a zdůrazněn. **PEP a erytróza-4-P**, produkt pentózového cyklu, jsou důležité látky pro vznik **kyseliny chorizimové a šikimové** (obr. 3-33.). Tyto kyseliny jsou klíčovými metabolity pro syntézu řady důležitých látek, především **aminokyselin tryptofanu, tyrosinu a fenylalaninu**.

Tyto aminokyseliny jsou výchozími substráty pro syntézu fytohormonu **auxinu** (kyselina indolyl-3-octová je odvozená z tryptofanu), **flavonoidů** a **aromatických alkoholů**, prekurzorů **ligninu a alkaloidu**. **Pyruvát** je transaminací metabolizován na **alanin**, aminokyselinu, která je součástí proteinů. **Kyselina  $\alpha$ -ketoglutarová** dává transaminací vznik kyselině **glutamové**. Obě tyto kyseliny mohou být transportovány do cytoplazmy i do plastidů, kde slouží, stejně jako v mitochondriích, k syntéze dalších **proteinových aminokyselin**. V plastidech je kyselina glutamová vstupní branou pro  $\text{NH}_3$  do organických sloučenin. Vznikající glutamin slouží k transportu organicky vázaného dusíku na dlouhé vzdálenosti. V plastidech i v mitochondriích je z kyseliny glutamové syntetizována **neproteinová aminokyselina  $\delta$ -aminolevulová** (5-aminolevulová, 5-ALA), výchozí látka pro syntézu **pyrolového jádra**. Tetrapyrolový kruh – porfyrin – je základem **chlorofylů** (s centrálním atomem Mg), **feofytinu** (bez centrálního atomu) a **cytochromů** (s centrálním atomem Fe tvoří hem) v chloroplastech a cytochromů v mitochondriích.

Kyselina **oxaloctová** je transaminována na kyselinu **asparagovou** (aspartát), důležitou pro stavbu proteinů. Aminací aspartátu v plastidech vzniká **asparagin**, druhá nejdůležitější látka pro transport organicky vázaného dusíku na dlouhé vzdálenosti. Od kyseliny asparagové vedou syntetické cesty k **heterocyklům bází nukleových kyselin a alkaloidů** (obr. 4-8.).

#### 4.4. Transport elektronu v dýchacím řetězci

V poslední fázi respirace jsou redukované kofaktory **NADH a  $\text{FADH}_2$**  oxidovány a **elektrony jsou přenášeny** na konečný akceptor – **kyslík**. Energie této oxidace je využita ke **vzniku protonového gradientu na vnitřní membráně mitochondrie**. Protonový gradient je využit k **syntéze ATP** z ADP a anorganického fosfátu. Oxidované formy kofaktorů se vrací do reakcí Krebsova cyklu.

Poznatky o této fázi respirace – **přenosu elektronu v dýchacím řetězci** - se dynamicky upřesňují, přesto však ještě nejsou všechny procesy detailně známy. K transportu elektronu v dýchacím řetězci slouží **multiproteinové komplexy I, II, III a IV** vázané ve vnitřní membráně mitochondrie, k syntéze ATP slouží **ATP syntáza**, někdy označovaná jako **komplex V** (obr. 4-9.). K přenosu elektronu z komplexů I a II na komplex III slouží **ubichinon (UQ)**, silně hydrofobní přenašeč pohyblivý ve vnitřní membráně mitochondrie ve směru laterálním i transverzálním. Ubichinon v plně redukovaném stavu přenáší **2 elektrony a 2 protony (UQH<sub>2</sub>)**. Z komplexu III na komplex IV je elektron přenášen dalším pohyblivým přenašečem **cytochromem c**, který se pohybuje na mezimembránovém povrchu vnitřní membrány mitochondrie. Cytochrom c je malý protein (12,5 kDa) a **přenáší 1 elektron**.

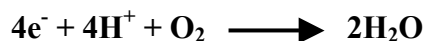
**Komplex I** je tvořen 30 až 40 polypeptidy, z nichž asi 9 je kódováno v mitochondriálním genomu (počet je druhově specifický). Tento komplex **oxiduje NADH**, který vznikl v Krebsově cyklu v mitochondriální matrix, na  $\text{NAD}^+$ , transportuje **elektrony na ubichinon (UQ)**, který je redukován na **ubichinol (UQH<sub>2</sub>)** a **protony uvolňuje do mezimembránového prostoru**. Přímo se tak podílí na vzniku protonového gradientu. Ubichinon přijímá protony potřebné ke své redukcii z matrix mitochondrie.

**Komplex II** je relativně malý, je tvořen čtyřmi polypeptidy, které jsou kódovány v jádře. Součástí komplexu je **sukcinátdehydrogenáza**, která oxiduje sukcinát (jantaran) na fumarát za současné redukce  $\text{FAD}^+$  na **FADH<sub>2</sub>**. Elektrony z  $\text{FADH}_2$  jsou předávány ubichinonu, protony jsou uvolňovány do matrix mitochondrie. Komplex II se tedy **nepodílí přímo na vzniku protonového gradientu** na vnitřní membráně mitochondrie, transportuje však elektrony na ubichinon a **podílí se na vzniku poolu redukovaného ubichinonu**. Protony potřebné k plné redukcii ubichinon odebírá z matrix mitochondrie.

**Komplex III** je **cytochromový komplex** (cytochrom  $\text{bc}_1$ , ubichinon:cytochrom-c oxidoreduktáza). Strukturně je to homodimer, každý monomer je tvořen několika proteinovými podjednotkami. Komplex dále obsahuje **dva cytochromy typu b** ( $\text{b}_{566}$  a  $\text{b}_{560}$ ), **jeden cytochrom  $\text{c}_1$** , **protein se strukturou Fe-S** (podobný Rieskeho proteinu v cytochromovém komplexu fotosyntetického aparátu), které slouží přenosu elektronu. Komplex III **má dvě vazebná místa pro ubichinon  $\text{C}_P$  a  $\text{C}_N$** . V místě  $\text{C}_P$ , které leží v membráně na straně k mezimembránovému prostoru, se **váže redukovaný ubichinon  $\text{UQH}_2$** , jeden elektron přechází na protein Fe-S, druhý na cytochrom  $\text{b}_{566}$ , 2  $\text{H}^+$  přejdou do mezimembránového prostoru a oxidovaný ubichinon se z místa  $\text{C}_P$  uvolní. Ze struktury Fe-S elektron přechází na cytochrom  $\text{c}_1$  a dále je pohyblivým cytochromem c transportován na komplex IV. Elektron z cytochromu  $\text{b}_{566}$  je dále transportován na cytochrom  $\text{b}_{560}$ . Místo  $\text{C}_N$  leží v membráně na straně matrix, **váže**

**oxidovaný ubichinon UQ**, který přijme postupně 2 elektrony od cytochromu  $b_{560}$  a  $2 H^+$  z matrix. Plně redukovaný  $UQH_2$  z vazebného místa  $C_N$  disociuje a putuje na druhou stranu membrány k místu  $C_P$ . Tato cesta elektronů z místa  $C_P$  přes cytochromy  $b_{566}$  a  $b_{560}$  do místa  $C_N$  a redukovaným ubichinonem zpět do místa  $C_P$  se nazývá **Q cyklus** a významně přispívá ke **vzniku protonového gradientu**.

**Komplex IV** je tvořen sedmi až devíti polypeptidy, z nichž některé jsou kódovány v jádře, jiné v genomu mitochondrie (chondriomu). V komplexu jsou vázány **3 atomy Cu** (2  $Cu_A$  na podjednotce II a 1  $Cu_B$  na podjednotce I) a **2 cytochromy typu a**, které se podílejí na přenosu elektronu, a atom Zn, jehož funkce je patrně strukturní. Komplex IV **přijímá elektrony od cytochromu c** na povrchu vnitřní membrány mitochondrie ze strany mezimembránového prostoru a **přenáší je na kyslík** na straně matrix. Proto se pro tento komplex používá také název **cytochrom-c-oxidáza**. Cytochrom-c-oxidáza katalyzuje terminální článek respirace – **redukci kyslíku a oxidaci vodíku na vodu**. Ze čtyř elektronů, které přinesou čtyři cytochromy c, ze 4  $H^+$  a z molekuly kyslíku vzniknou 2 molekuly vody.



Jak bylo v poslední době prokázáno u savců, cytochrom-c-oxidáza současně přenáší protony z matrix do mezimembránového prostoru a **podílí se na vzniku protonového gradientu**. Tato funkce se předpokládá i u rostlin, mechanismus přenosu však není znám. Funkce komplexu IV je **inhibována kyanidem**, azidy a oxidem uhelnatým.

Komplex, na kterém je syntetizován ATP – **ATP syntáza** – je někdy také označován jako **komplex V**. Vnitřní membrána mitochondrie je pro protony nepropustná. Při přenosu elektronu komplexem I, cytochromovým komplexem III a cytochrom-c-oxidázovým komplexem IV dochází ke vzniku **rozdílné koncentrace protonů a náboje na opačných stranách vnitřní membrány mitochondrie**. Obě tyto síly vyvolávají snahu po vyrovnání rozdílů, působí vznik protonmotorické (protonmotivní) síly. **Volná energie uložená v protonovém gradientu je podle chemiosmotické teorie schopná konat chemickou práci a je použita k syntéze ATP**.

■ Chemiosmotickou teorii formuloval P. Mitchel v r. 1960. Tato teorie je obecně přijímána, je však také neustále ověřována a její pravdivost je opakovaně dokládána novými poznatky. Stejný princip funguje na membráně thylakoidu při fotosyntéze (kap. 3.2.3.).

Přesný počet protonů přenesených přes membránu při transferu jednoho páru elektronů z NADH na kyslík zůstává stále předmětem sledování. Obzvláště u rostlin, kde existují alternativní cesty přenosu, jsou výsledky měření kontroverzní.

ATP syntáza, která vyrovnává rozdílné koncentrace protonů, je tvořena dvěma základními subkomplexy  **$F_O$  a  $F_1$**  (obr. 4-10.). ATP syntáza se často také nazývá komplex  $F_O$ - $F_1$  nebo

komplex V.  $F_0$  prochází membránou a je tvořen třemi typy proteinů, značenými a, b, c ( $a_1b_2c_{10-12}$ ). Proteiny c jsou integrální membránové proteiny, tvoří kanál pro transport protonů a v subkomplexu  $F_0$  je jich 10 až 12. Protein a je v subkomplexu zastoupen jednou, je uložen v membráně a slouží spolu s 2 proteiny b k prostorové fixaci subkomplexu  $F_1$  (proteiny a a b fungují jako statory). Subkomplex  $F_1$  je periferní, vyčnívá do matrix mitochondrie a tvoří ho 5 typů polypeptidů, značených  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\epsilon$ . Podjednotky  $\alpha$  a  $\beta$  jsou v komplexu zastoupeny třikrát a jsou uspořádány střídavě v kruhu. Na podjednotkách  $\beta$  jsou místa katalyzující syntézu ATP. Podjednotka  $\gamma$  zasahuje do středu tohoto kruhu jako hřídel (angl. *shaft*) a propojuje subkomplex  $F_1$  se subkomplexem  $F_0$ . Pozice podjednotek  $\delta$  a  $\epsilon$  není zatím známa zcela přesně, funkce podjednotky  $\delta$  je patrně strukturní a slouží k napojení na proteiny b subkomplexu  $F_0$  a k prostorové fixaci subkomplexu. Podjednotka  $\epsilon$  má patrně funkci regulační. Fungování ATPsyntázy, vysvětluje představa o **konformačních změnách**. Za tuto hypotézu a její ověřování byli autoři P. Boyer a J. Walker odměněni Nobelovou cenou v r. 1997. Komplex  $F_1$  má 3 vazebná místa pro nukleotid. Každé toto místo prochází opakovaně třemi různými **konformačními stavy**, které v rámci komplexu existují současně. Konformační stavy se značí O (z angl. *open*), L (z angl. *loose*) a T (z angl. *tight*). Ve stavu O je vazebné místo přístupno ADP a  $P_i$ . Stav O se mění ve stav L, substráty jsou vázány volně ale vazebné místo není přístupno substrátům dalším. Stav L přechází ve stav T, ve němž dochází k syntéze pevně vázaného ATP. Stav T se mění v O, ATP se uvolňuje a vážou se substráty pro další reakci. Změny konformace vazebných míst indukuje podjednotka  $\gamma$ , která je spojena s  $F_0$  a spolu s ním rotuje. Rotaci působí volná energie protonů, které difundují do matrix na základě rozdílné koncentrace  $H^+$  v mezimembránovém prostoru a v matrix. Předpokládá se, že energie je potřeba především ke změně konformace, která umožní uvolnění ATP z vazebného místa.

ATP je syntetizován na straně mitochondriální matrix a je do tohoto prostoru uvolňován. Přes vnitřní membránu do mezimembránového prostoru je ATP transportován transportérem, který **přenáší ATP výměnou za ADP**. Vnější membrána je pro ATP propustná, do cytoplazmy ATP volně difunduje. Transport  $P_i$  přes vnitřní membránu zajišťuje přenašeč  $P_i$ , který  $P_i$  přenáší výměnou za ionty  $OH^-$  (na obrázku není znázorněn). Tak je zajištěn dostatek substrátů pro syntézu ATP. Množství ADP zároveň odráží potřebu ATP. Vysoká hladina ATP v matrix je jedním z regulačních mechanismů průběhu respirace, především Krebsova cyklu.

**Mitochondrie rostlin** mají schopnost oxidovat i **NADH** (a také **NADPH** pocházející z oxidačních reakcí pentózového cyklu), které přichází z **cytoplazmy** do mezimembránového prostoru, tedy z opačné strany než NADH, který vzniká v Krebsově cyklu. Na straně vnitřní

membrány, která je v kontaktu s mezimembránovým prostorem, je vázána **externí dehydrogenáza NADH**, která tuto reakci katalyzuje. Akceptorem elektronů je ubiquinon, potřebné protony jsou přijaty z mezimembránového prostoru. Tato oxidačně redukční reakce není spojena s přenosem protonů přes membránu a se vznikem gradientu protonů přímo, přispívá však ke **vzniku redukovaného ubiquinonu (UQH<sub>2</sub>)**. Redukční síla přispívá k vytvoření gradientu protonů **Q cyklem** (obr. 4-9.).

Mitochondrie **rostlin** mají ještě jednu specifickou vlastnost - jsou schopny přenášet elektrony na kyslík i v přítomnosti jedů, které inhibují funkci cytochrom-c-oxidázového komplexu. Enzym, který obchází funkci cytochrom-c-oxidázového komplexu se nazývá **oxidáza rezistentní ke kyanidu** nebo také **alternativní oxidáza**. Tento enzym katalyzuje oxidaci redukovaného ubiquinonu kyslíkem za vzniku vody:  $2\text{UQH}_2 + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + 2\text{UQ}$ . Touto cestou se snižuje zásoba redukovaného ubiquinonu a také se tedy snižuje schopnost tvořit protonový gradient a ATP. Energie uvolněná při oxidaci alternativní oxidázou UQH<sub>2</sub> se mění na **teplo**. Obecný fyziologický význam tohoto procesu není zatím uspokojivě vysvětlen. Předpokládá se, že slouží k odčerpání UQH<sub>2</sub> v situacích, kdy je vysoký přísun NADH a nedostává se oxidovaného UQ pro příjem elektronů. Tato reakce současně dává rostlině možnost zvýšit teplotu v určitých orgánech a situacích, kdy je to třeba, např. k uvolnění těkavých látek.

#### 4.5. Faktory ovlivňující respiraci

Respirace (dýchání) **probíhá** ve všech živých buňkách **stále**, poskytuje energii všem životním procesům, které probíhají v rostlinách ve tmě a všem životním procesům, které probíhají na světle mimo chloroplast. Energie a metabolity, které rostlina získává respirací, jsou používány k různým účelům. Respirační procesy, které jsou využity k vytvoření nových struktur rostliny (projeví se zvýšením suché hmotnosti rostliny), se označují jako **dýchání růstové**. Procesy, které zajišťují udržování životních procesů a obnovu struktur již vytvořených, se označují jako **dýchání udržovací**. S přibývajícím hmotou rostliny během ontogeneze tato složka relativně stoupá.

Klíčící embrya získávají energii pro všechny metabolické přeměny i látky nezbytné pro růstové a vývojové procesy pouze respirací ze zásobních látek, uložených v embryu nebo v endospermu. Zelené rostliny získávají energii a důležité metabolity ze sacharidů, které si rostlina vytvořila při fotosyntéze. Na úrovni celé rostliny se pak respirace může na celkové bilanci organicky vázaného C podílet různou měrou. Pro pozitivní růstové a vývojové procesy je nezbytné, aby celkové množství asimilovaného CO<sub>2</sub> převyšovalo množství, které se uvolňuje respirací a fotorespirací.

Respiraci lze charakterizovat **rychlostí respirace**, která se vyjadřuje jako **výdej CO<sub>2</sub>** nebo **spotřeba O<sub>2</sub>** za **jednotku času** (s) a vztahuje se k **jednotkové čerstvé hmotnosti** (g), k hmotnostní jednotce **sušiny** (g) nebo k obsahu proteinů. Respirace se může vztahovat k hmotnosti celé rostliny, orgánu nebo pletiva. Respirace probíhá v různých ontogenetických obdobích, v různých orgánech a pletivech různou rychlostí, která závisí na růstové a funkční aktivitě rostliny nebo její části i na faktorech vnějšího prostředí.

U **embryí a klíčnicích rostlin** je rychlost respirace (vztažená na hmotnost) vysoká a energie a metabolity jsou využívány především pro tvorbu nových buněk a struktur (převládá růstové dýchání; kap. 10.2.1.). Se zvětšujícím se objemem rostliny a vytvořením diferencovaných a funkčně specializovaných struktur se podíl růstového dýchání v celé rostlině snižuje a zvyšuje se podíl dýchání udržovacího. Aktivní meristémy a velmi mladé orgány si však udržují vysokou rychlost respirace, respirace dospělých orgánů je ve srovnání s orgány mladými nižší. Respirace u listů přechodně stoupá na začátku senescence. Také u některých dužnatých plodů na začátku dozrávání respirace stoupá (např. jablka, banány). Vzestup respirace v tomto období se nazývá **dýchání klimakterické**. Nízkou respiraci vykazují stonky dřevin, u nichž značnou část hmotnosti představují buněčné stěny impregnované ligninem.

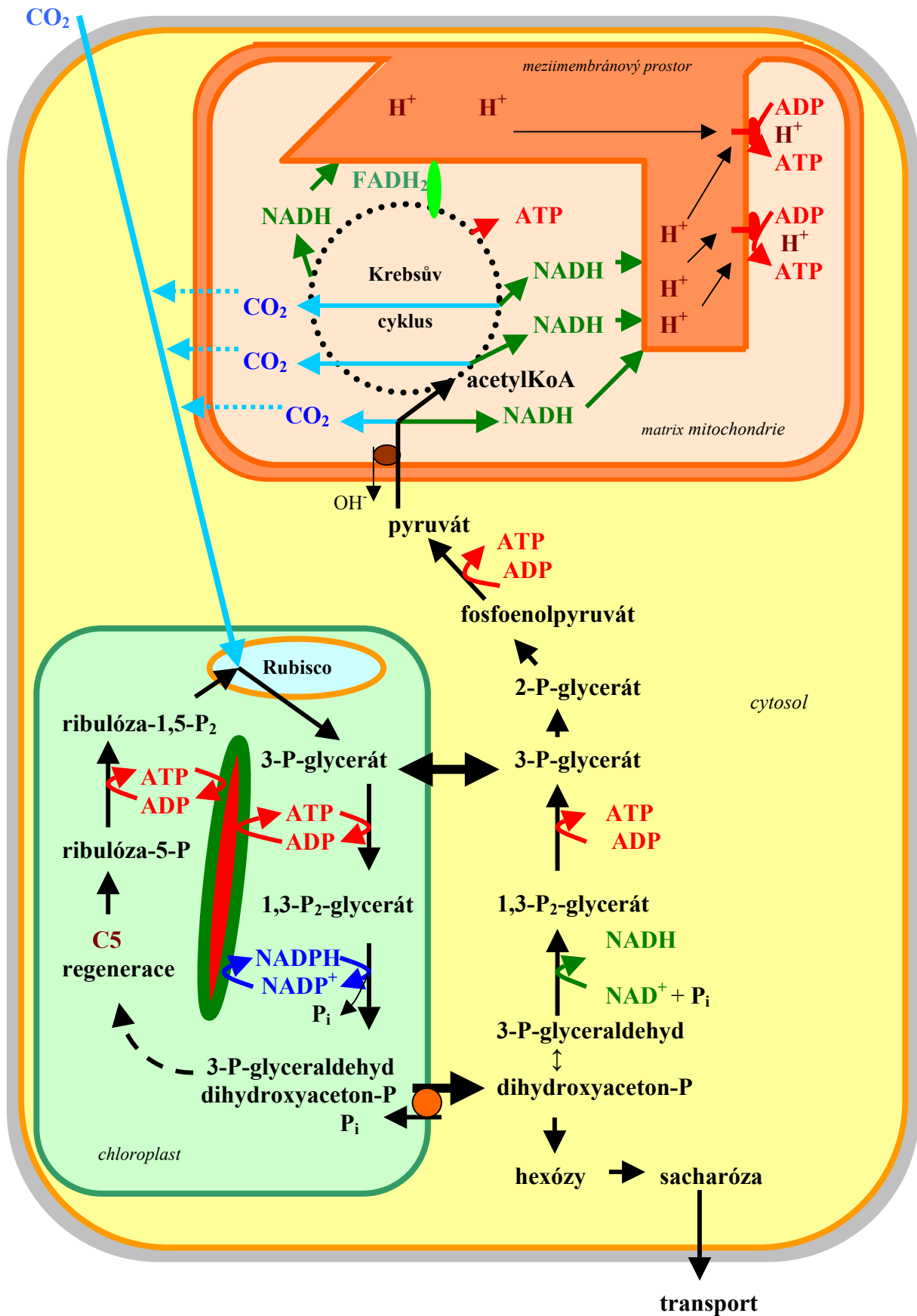
**Kyslík** jako konečný akceptor elektronu v dýchacím řetězci není zpravidla limitujícím faktorem respirace, neboť jeho koncentrace ve vzduchu (21%) i ve vodě (265 μM) je pro respiraci dostatečná. Nedostatek kyslíku může nastat v kořenech rostlin, které tvoří hustý porost na utužených a zaplavených půdách nebo ve stojatých vodách. Rostliny rezistentní k nedostatku kyslíku tvoří v kořenech pletiva s velkými intercelulárami (aerenchym), na aktuální stav reagují vznikem lyzigenních dutin (kap. 7.3.2.). Rostliny v mangrovových porostech tvoří kořenové výrůstky, tzv. **pneumatofory**, jimiž dosahují nad hladinu vody. V pletivech nedostatečně zásobených kyslíkem stoupá anaerobní typ glykolýzy.

**Teplota** je další faktor, který výrazně ovlivňuje dýchání. V rozsahu fyziologických teplot působí vzestup teploty o 10°C (Q<sub>10</sub>) v okolním prostředí zvýšení rychlosti respirace až na dvojnásobek. Vysoké noční teploty v tropech působí výrazné snížení množství asimilátů, vytvořených ve dne, a tím snížení hospodářských výnosů. Také pro skladování ovoce a zeleniny je nutné volit vhodnou teplotu tak, aby respirace byla co nejnižší.

Zvýšení **koncentrace CO<sub>2</sub>** na 3 až 5% v atmosféře prostorů pro skladování ovoce a zeleniny může přímo inhibovat respiraci a má praktické využití.



Obr. 3-23. Transport energie z chloroplastu na světle.



[zpět na str. 1](#)

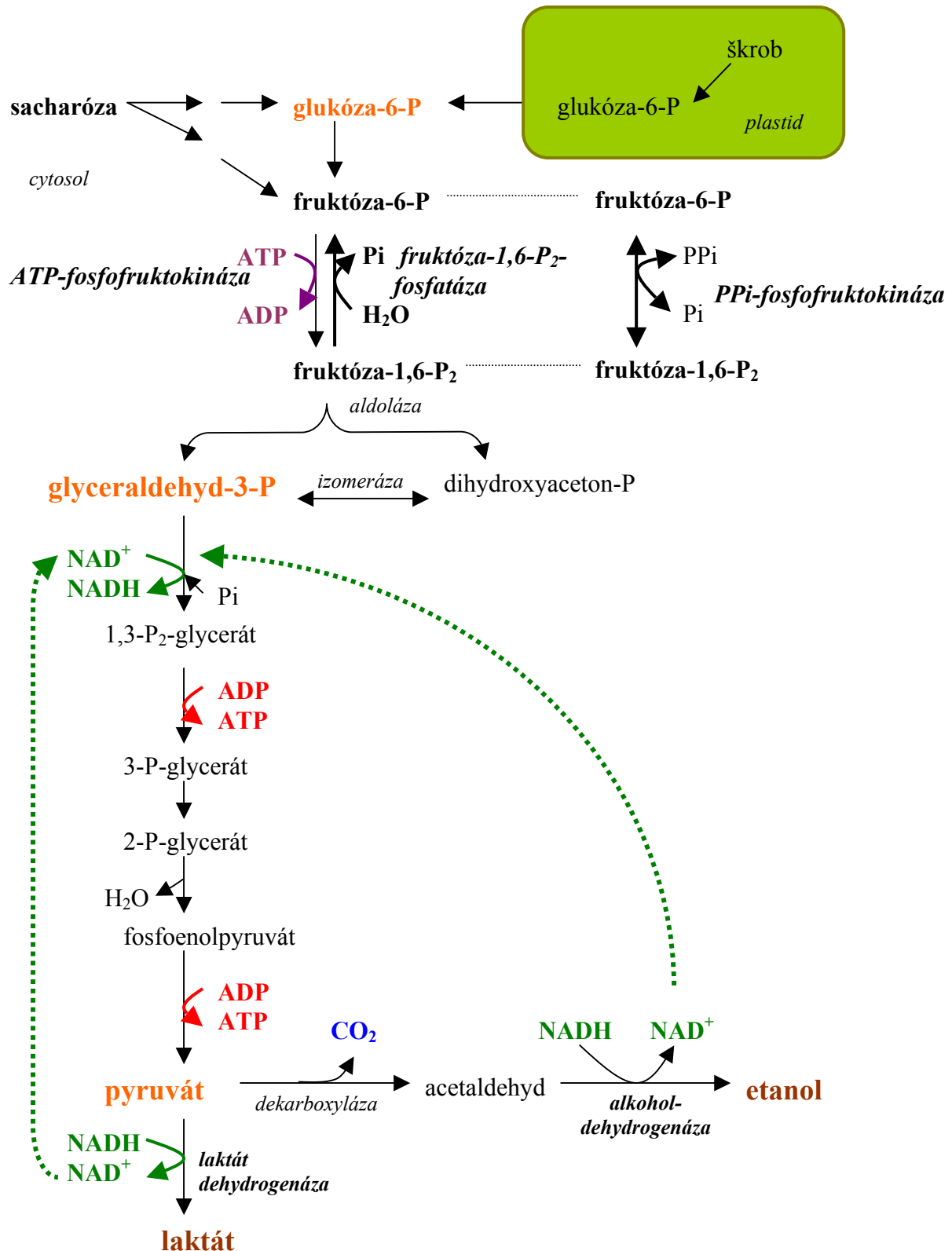
[zpět na str. 2](#)

[zpět na str. 3](#)

transport

Na světle jsou z chloroplastu transportovány fosforylované triózy (především dihydroxyacetone-P) výměnou za anorganický fosfát. V glykolýze, Krebsově cyklu a v dýchacím řetězci je z trióz získáván ATP, NADH a meziprodukty, které slouží jako substráty k syntéze dalších potřebných metabolitů. 3-P-glycerát, vznikající v glykolýze, může být z cytosolu transportován do chloroplastu a být znovu redukován (tzv. glycerátový člunek). Na delší vzdálenosti v rostlině jsou sacharidy transportovány nejčastěji ve formě sacharózy.

Obr. 4-1. Anaerobní glykolýza



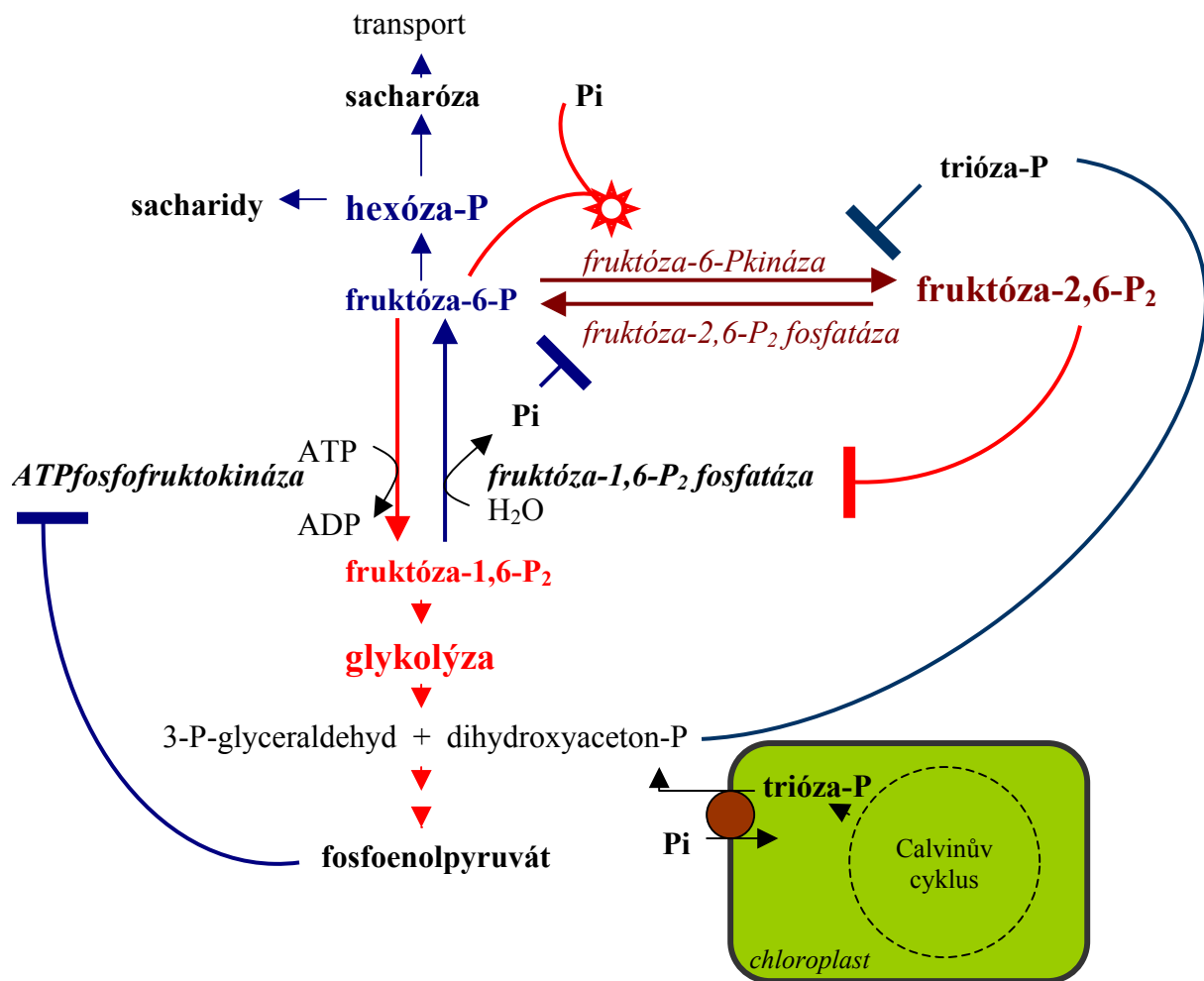
[zpět na str. 2](#)

[zpět na str. 3](#)

Za aerobních podmínek je v konečné fázi respirace (elektrontransportní řetězec) akceptorem elektronu kyslík. Za anaerobních podmínek je inhibována nejen konečná fáze respirace ale i fáze předcházející, většina NAD je v redukované formě, inhibovány jsou i procesy Krebsova

cyklu. Nedostatek  $\text{NAD}^+$  ovlivňuje i glykolýzu. Za těchto podmínek je pyruvát metabolizován na etanol nebo na laktát. Při těchto procesech vzniká  $\text{NAD}^+$ , který umožní oxidaci 3-P-glyceraldehydu na 1,3-P<sub>2</sub>-glycerát a otevírá se tak cesta ke vzniku 2 ATP z glykolýzy.

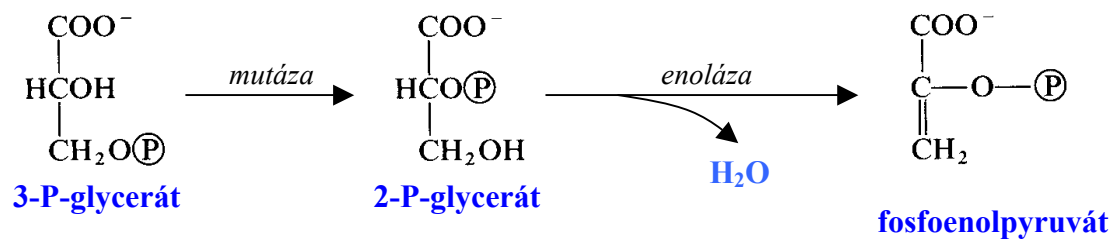
Obr. 4-2. Regulace glykolýzy.



### zpět do textu

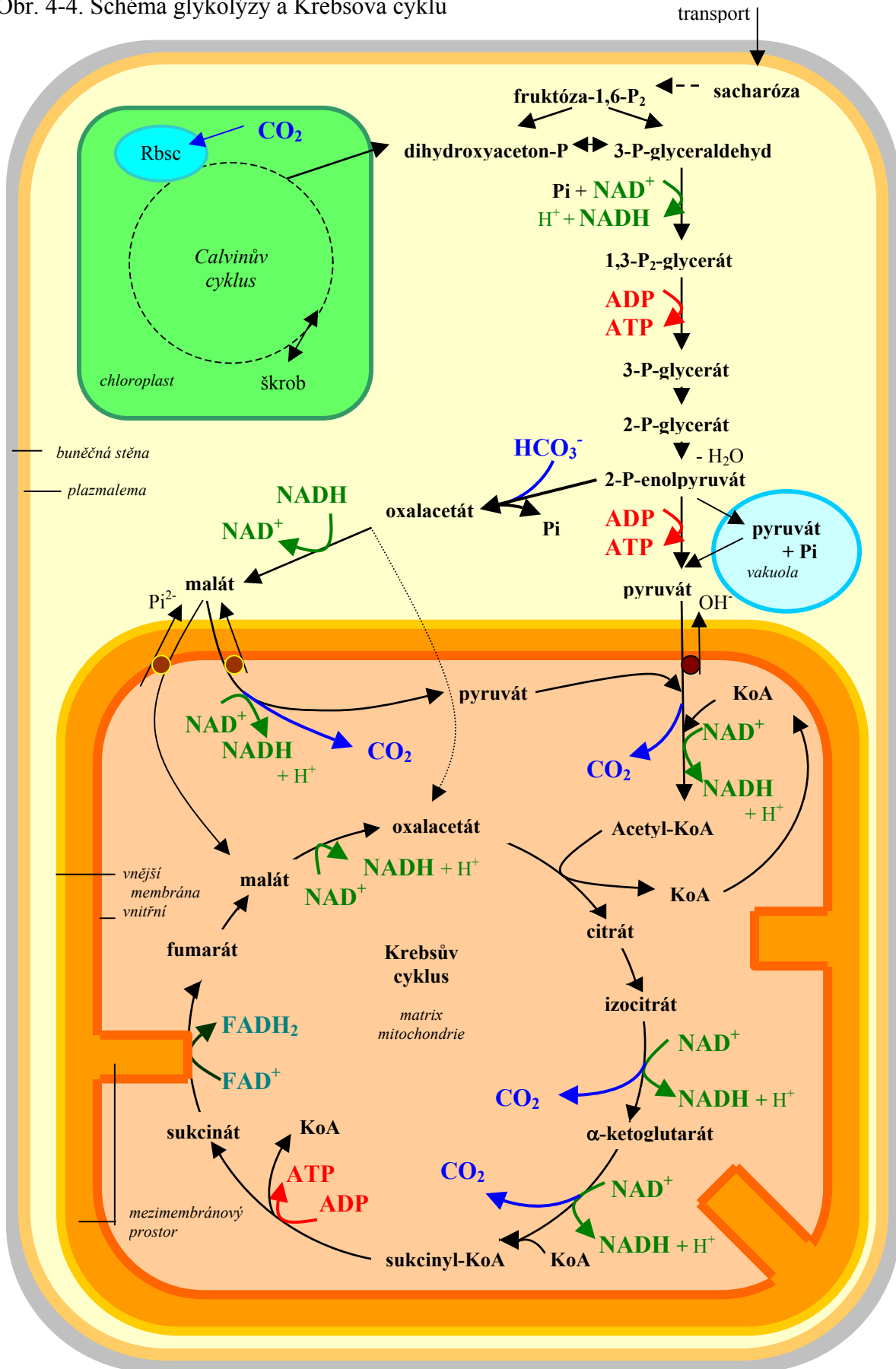
Inhibice  $\perp$ , stimulace  $\star$ , tok hexóz do glykolýzy stimuluje fruktóza-6-P a Pi. Pi aktivuje enzym, který katalyzuje tvorbu regulační molekuly fruktóza-2,6-P<sub>2</sub>, a inhibuje enzym, který fruktóza-2,6-P<sub>2</sub> odbourává. Fruktóza-2,6-P<sub>2</sub> inhibuje enzym fruktóza-1,6-P<sub>2</sub> fosfatázu, který směřuje tok fosforylovaných hexóz k tvorbě sacharidů strukturních a transportních. Fosforylované triózy inaktivují enzym, který katalyzuje vznik fruktóza-2,6-P a směřují tok fruktóza-6-P do poolu sacharidů. Glykolýza je dále inhibována fosfoenolpyruvát, který inaktivuje fosforylaci fruktóza-6-P na fruktóza-1,6-P<sub>2</sub>. Ve fotosyntetizujících buňkách hladina Pi v cytosolu ovlivňuje transport trióza-P z chloroplastů.

Obr. 4-3. Vznik fosfoenolpyruvátu.



*zpět do textu*

Obr. 4-4. Schéma glykolýzy a Krebsova cyklu



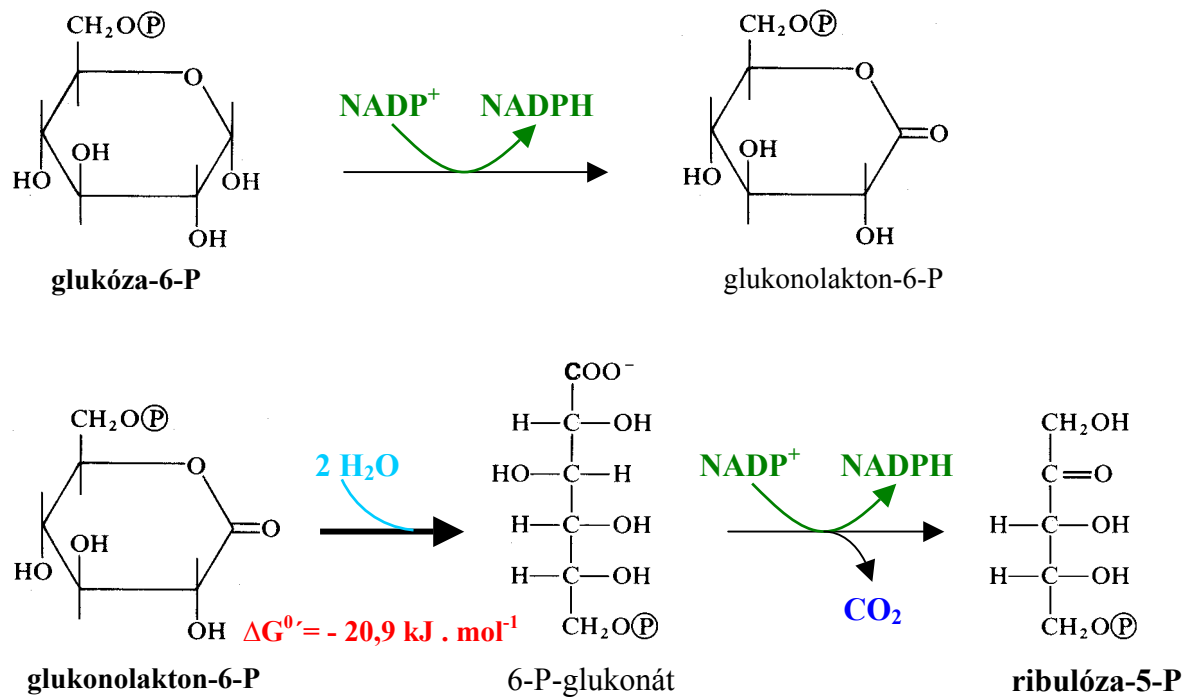
zpět na str. 3

zpět na str. 5

Glykolýza a Krebsův cyklus jsou první dvě fáze respirace. V glykolýze jsou hexózy štěpeny na **fosforylované triózy** a metabolizovány na **pyruvát**. Pyruvát je dále metabolizován - dekarboxylován a oxidován - v mitochondriích v **Krebsově cyklu**.



Obr. 4-5. Oxidace glukóza-6-P – počátek oxidativního pentózového cyklu.

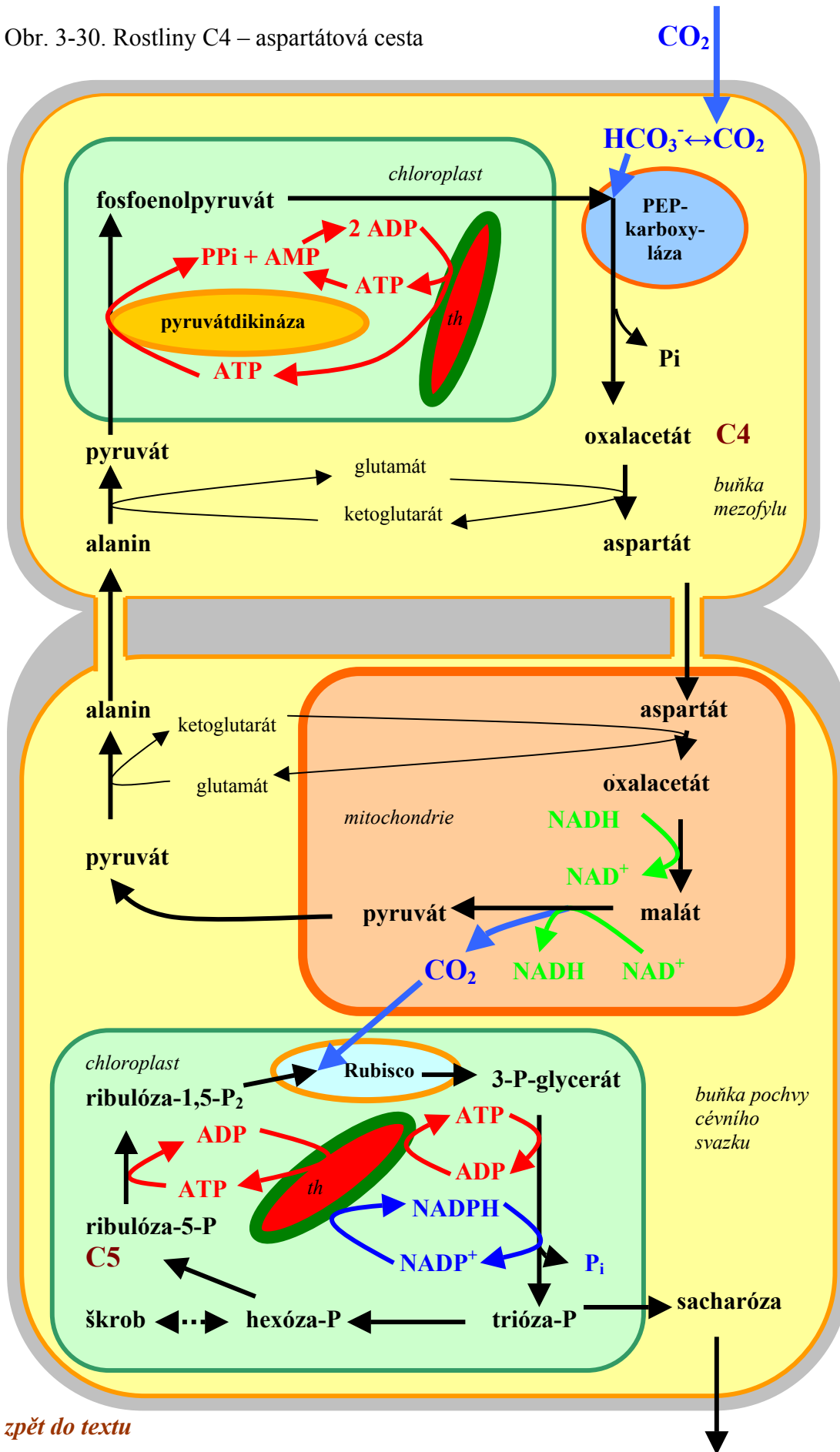


*zpět do textu*

V první fázi je glukóza-6-P oxidována na glukonolakton-6-P, který se nevratně hydrolyzuje na 6-P-glukonát. V následujícím kroku je glukonát oxidativně dekarboxylován na ribulóza-5-P. Ribulóza-5-P dále podléhá změnám (izomeraci a epimeraci), které vedou ke vzniku dalších důležitých pentóz – ribóza-5-P a xylulóza-5-P. Další reakce jsou známy z Calvinova cyklu, mohou vést k regeneraci hexóz.



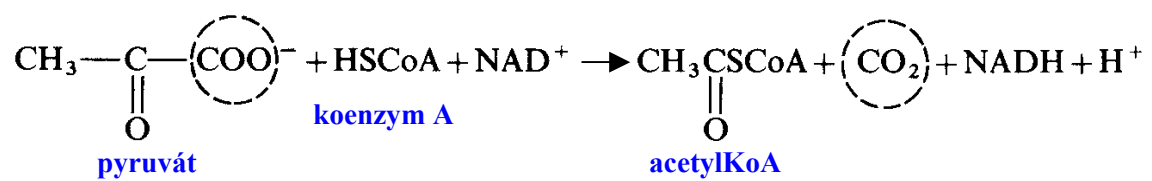
Obr. 3-30. Rostliny C4 – aspartátová cesta



zpět do textu

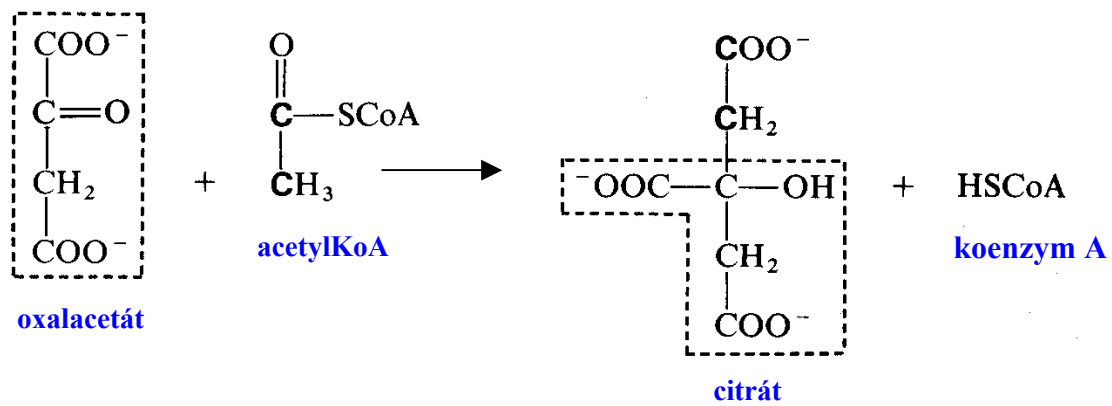
Rostliny této metabolické varianty rostlin C4 tvoří v cytoplazmě mezofylových buněk z oxalacetátu aspartát, další popis v textu. Na rozdíl od rostlin s malátovou cestou tyto mají v buňkách pohev cévních svazků velké a četné mitochondrie a chloroplasty s grany. Část 3-P-glycerátu je transportována do chloroplastů buněk mezofylu, kde je redukována na trioza-P. Tím je kryta potřeba sacharidů mezofylových buněk. Tato cesta není ve schématu znázorněna. K rostlinám tohoto typu patří např. proso seté (*Panicum milliaceum*). th – thylakoid.

Obr. 4-6. Vznik acetylKoA – oxidativní dekarboxylace pyruvátu.



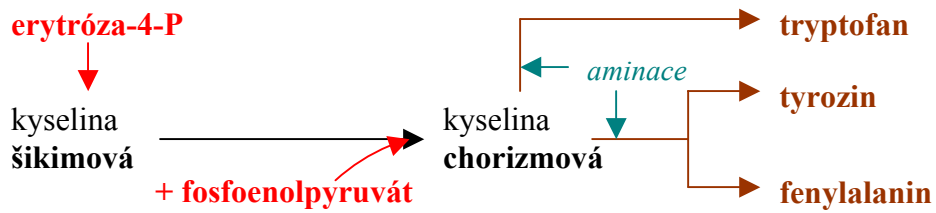
*zpět do textu*

Obr. 4-7. Vznik kyseliny citronové v Krebsově cyklu.



*zpět do textu*

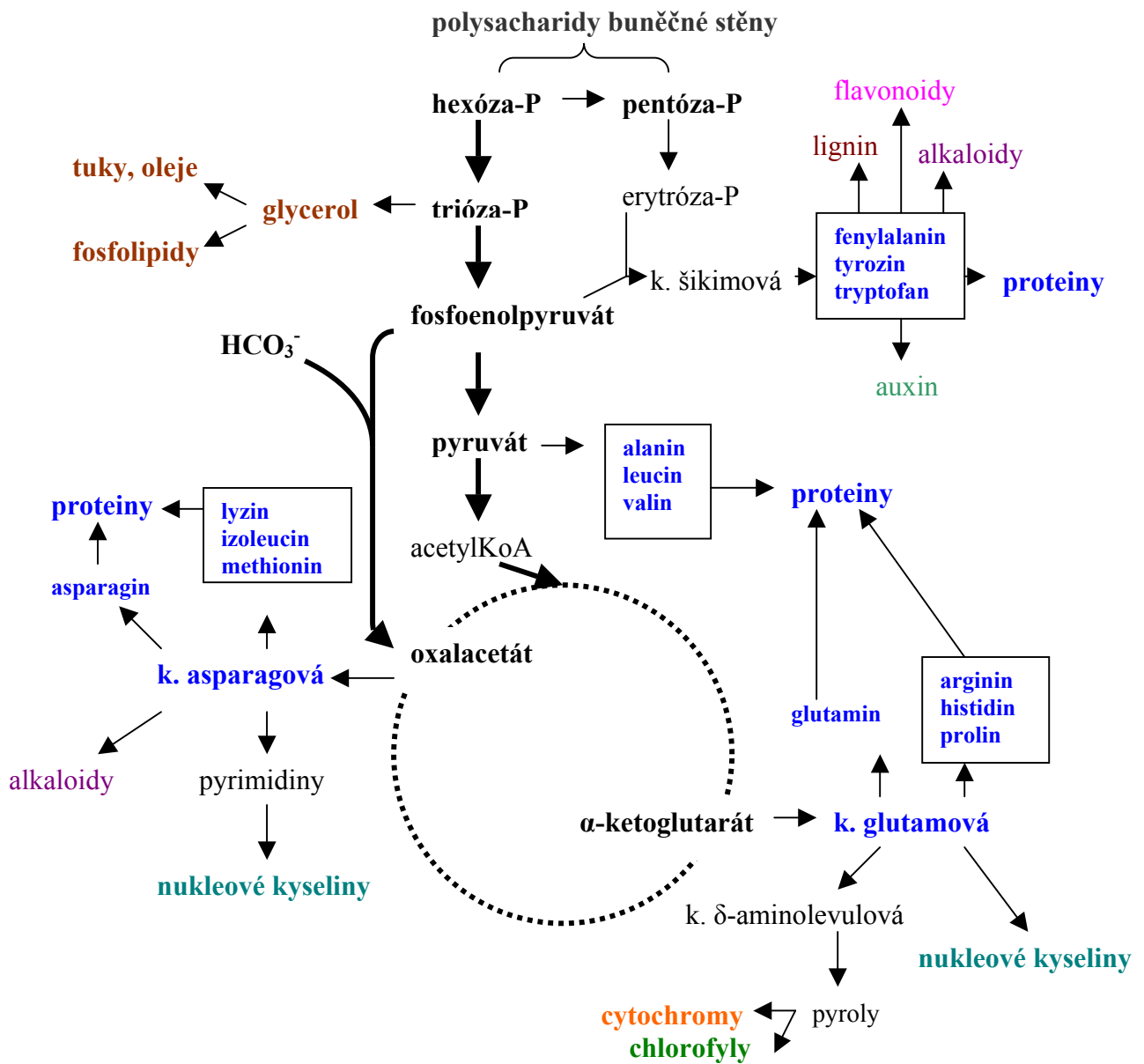
Obr.3-33. Schéma syntézy aromatických aminokyselin, tzv. šikimátová cesta.



*zpět do textu*

Chloroplast a cytosol mají vlastní enzymy pro syntézu aromatických aminokyselin. Syntéza v chloroplastu je řízena podle vlastních potřeb této organely. V cytosolu na syntézu aromatických aminokyselin navazují další syntetické dráhy vedoucí k tvorbě alkaloidů, ke kyselině skořicové a z ní odvozených látek – flavonoidům a aromatickým alkoholům, tvořících lignin.

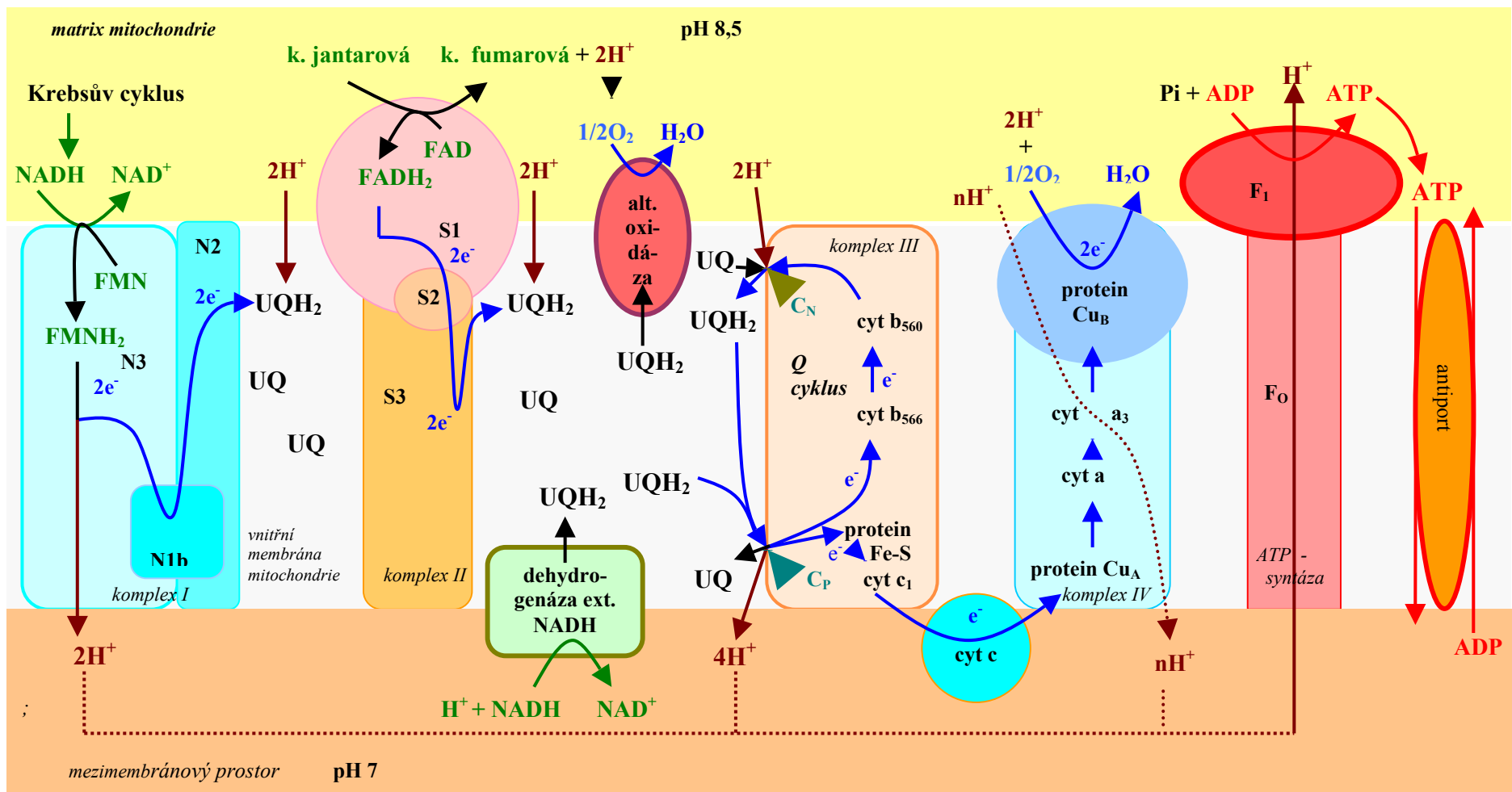
Obr. 4-8. Glykolýza, Krebsův cyklus a pentózový cyklus jako zdroj substrátů pro další důležité metabolické cesty.



*zpět do textu*



Obr. 4-9. Transport elektronu membránou mitochondrie



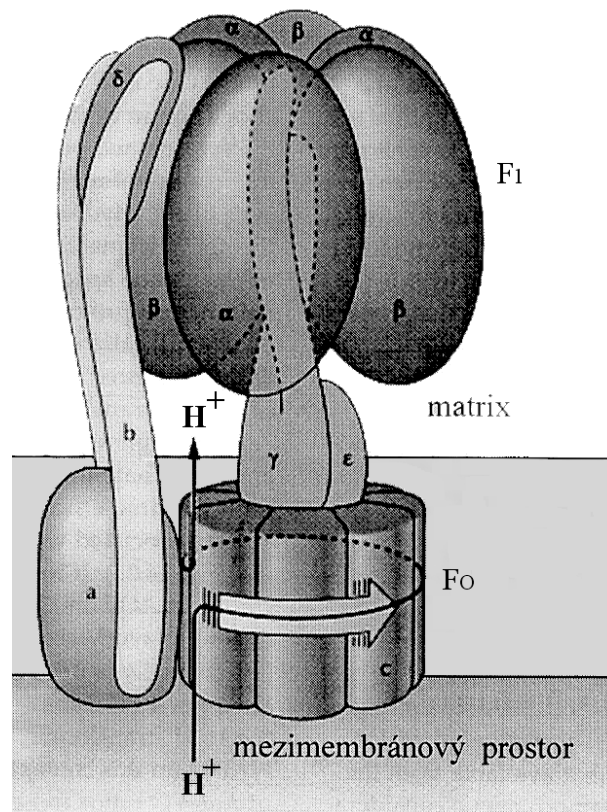
zpět na str. 8

zpět na str. 11

K transportu elektronu v dýchacím řetězci slouží **multiproteinové komplexy I, II, III a IV** vázané ve vnitřní membráně mitochondrie, k syntéze ATP slouží **ATP-syntáza**, někdy označovaná jako **komplex V**. K přenosu elektronu z komplexů I a II na komplex III slouží **ubichinon (UQ)**, v plně redukovaném stavu přenáší **2 elektrony a 2 protony (UQH<sub>2</sub>)**. Z komplexu III na komplex IV je elektron přenášen **cytochromem c**, který se pohybuje na povrchu vnitřní membrány mitochondrie v mezimembránovém prostoru. U savců bylo prokázáno, že cytochrom c oxidáza současně přenáší protony z matrix do mezimembránového prostoru a **podílí se na vzniku protonového gradientu**. Tato funkce se předpokládá i u rostlin, mechanismus přenosu však není znám

**Externí dehydrogenáza NADH** má schopnost oxidovat i **NADH** (i NADPH), které přichází z **cytoplazmy** do mezimembránového prostoru. **Oxidáza rezistentní ke kyanidu**, nebo také **alternativní oxidáza**, katalyzuje oxidaci redukovaného ubichinonu na vodu. Energie uvolněná touto cestou se mění na **teplo**.

Obr. 4-10. ATP syntáza ve vnitřní membráně mitochondrie.  $F_0$  – hydrofobní subkomplex ( $a_1b_2c_{10-12}$ ),  $F_1$  – hydrofilní subkomplex ( $\alpha_3\beta_3\gamma\delta\epsilon$ ), další podrobnosti v textu. (Siedow J.N., Day D.A.: Respiration and photorespiration. - In: Buchanan B., Gruissem W., Jones R. eds: Biochemistry & Molecular Biology of Plants. - Am. Soc. Plant Physiologists. 2000. Upraveno.).



*zpět do textu*