

Fotosentezde Cereyan Eden Asal Tepkimeler

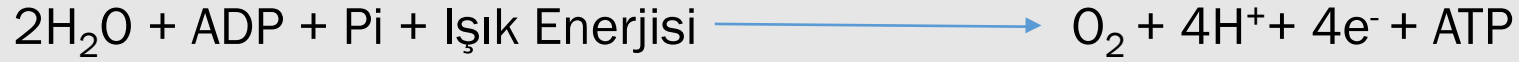
Fotosentezde cereyan eden tepkimeler ışık tepkimeleri ve karanlık tepkimeleri olmak üzere iki ana bölüm altında toplanabilir. Fotosentezin ışık tepkimelerinde su ve ışığa gereksinim bulunmaktadır. Karanlık tepkimelerinde ise karbondioksite gereksinim vardır. Karanlık tepkimelerinde ışığın olması ya da olmaması önemli değildir. Bir başka deyişle karanlık tepkimeleri ışık bulunan ortamlarda da oluşabilir.

Işık tepkimelerinde su molekülleri ışık enerjisi ile parçalanır, bir başka deyişle **fotolize** olur. Tepkime sonunda hidrojen iyonları (H^+), elektronlar (e^-) ve oksijen açığa çıkar. Hidrojen iyonları ve elektronlar izleyen fotosentetik tepkimelerde elektron taşıyıcılarına ya da elektron taşıyıcı moleküllerine aktarılarak kullanılır. Elektron taşıyıcıları H^+ iyonlarını ve elektronları aldıkları zaman kimyasal olarak indirgenmiş, verdikleri zaman da yükseltgenmiş olurlar.

Yukarda açıklandığı şekilde hidrojen iyonlarının ve elektronların oluşumuna ek olarak tepkimelerde enerji kaynağı şeklinde görev yapan ATP (adenozin trifosfat)'da oluşur. Bunun için P_i (inorganik fosfor) ADP (adenozin difosfat) ile birleşir. Bu birleşmeye **fosforilasyon** ve tepkimenin ışık karşısında oluşması halinde de **fotofosforilasyon** adı verilir.

Işık tepkimelerinde, aşağıda formüle edildiği gibi, ışık karşısında su, ADP ve Pi tepkimeye girmekte, tepkime ürünü olarak elektronlar ,H⁺ iyonları ve ATP oluşturmaktadır. Yan ürün olarak oksijen oluşmaktadır.

Işık tepkimeleri



Karanlık tepkimeleri de aşağıda formüle edildiği gibi ışık tepkime ürünleri (4H⁺ + 4e⁻ + ATP) kullanılarak karbondioksitin fiksasyonu ya da kimyasal indirgenmesi ile şeker (CH₂O) oluşmaktadır.

Karanlık tepkimeleri



Işık tepkimelerinde ana tepkime maddesi olan su, karanlık tepkimelerinin bir yan ürünü şeklinde oluşur. Fotosentez anında cereyan eden tepkimeleri gösteren formüllerin en başında ve en sonunda H₂O yer alır.

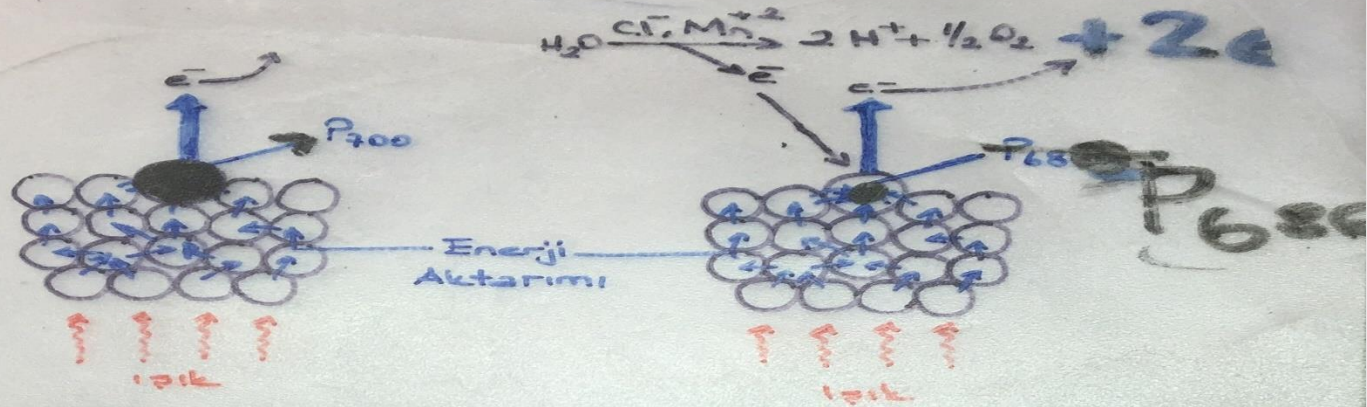
Işık Tepkimeleri ve Elektron Aktarımı

Bitkilerde kloroplastlar tarafından absorbe edilen ışık enerjisi fotosentez sonucu gıda enerjisine yani kimyasal enerjiye dönüşmektedir. Fotosentezde cereyan eden temel yükseltgenme ve indirgenme tepkimeleri kloroplastın farklı yerlerinde oluşmaktadır. Örneğin ışım tepkimeleri kloroplastın GRANUM, karanlık tepkimeleri ise STROMA adı verilen bölümlerinde gerçekleşir. Klorofil molekülleri ise granumların tilakoid tabakaları arasında yer alır.

Fotosentezde temel işlem pigmentler aracılığıyla ışığın absorbe edilmesi, elektron aktarımının sağlanması ve absorbe edilen ışığın kimyasal enerjiye dönüştürülmesidir. Bu işlemler sonucu kimyasal enerji ATP ve NADPH şeklinde ortaya çıkar.

Yüksek bitkilerde ışık absorpsiyonunda ve enerji değişiminde fotosistem I ve fotosistem II olmak üzere 2 fotosistem görevlidir. Granumların tilakoid tabakaları arasında yer alan her iki fotosistem de pigment moleküllerinin dizilişleri huniye benzetilir.

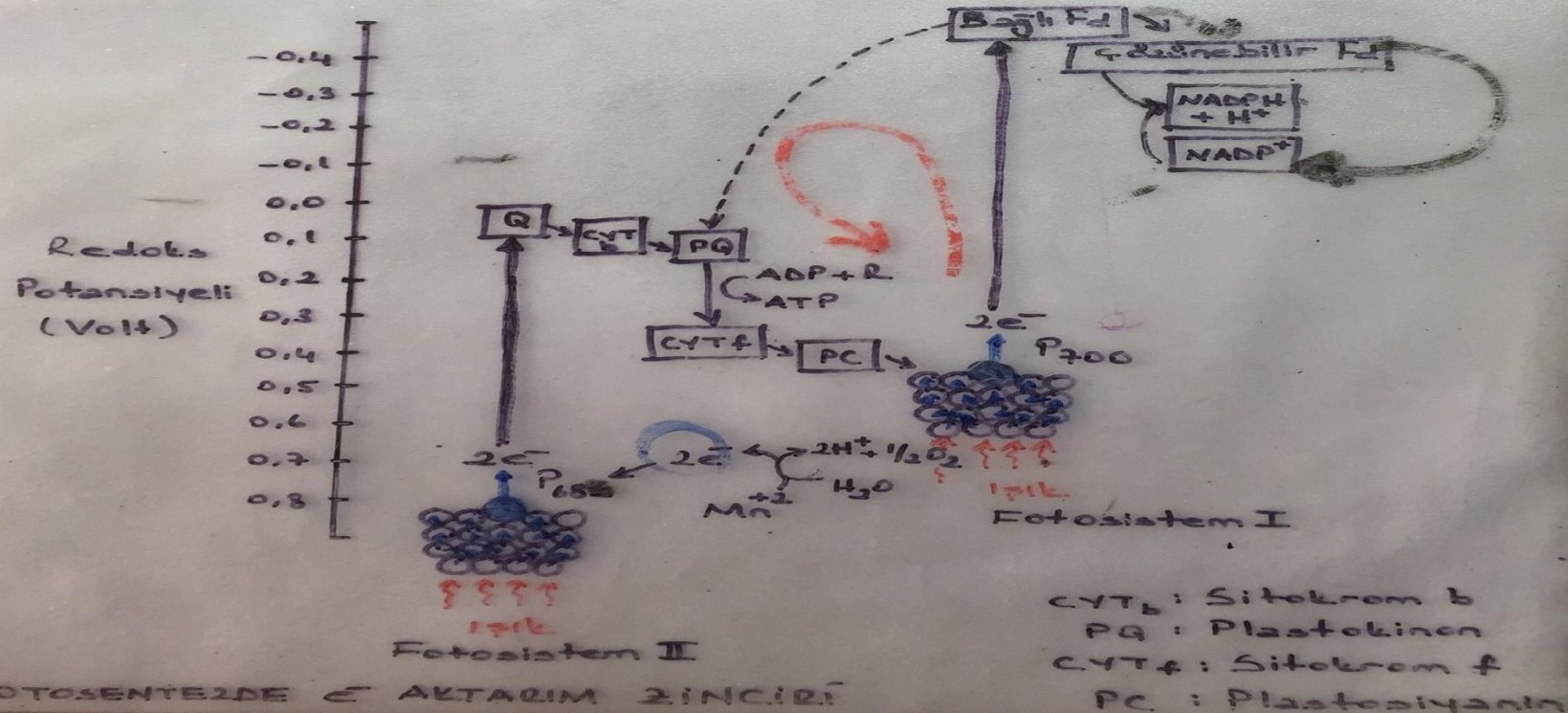
Bakınız Sekil



FOTOSİSTEM I

FOTOSİSTEM II

Yüksek bitkilerde ışık absorpsiyonunda ve enerji değişiminde görev yapan Fotosistem I ve Fotosistem II.

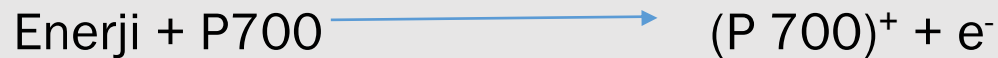


Her iki fotosistemde yaklaşık 400 klorofil molekülleri ile karotin ve karotinoidler gibi pigmentler bulunur. Tüm bu pigmentlerin görevi ışığı absorbe etmek ve ışık enerjisini pigment moleküllerinden birinden diğerine aktararak her iki fotosistemde bulunan özel klorofil-a moleküllerine aktarmaktır.

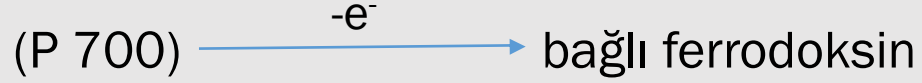
Fotosistem-I

Fotosistem-I de özel klorofil-a molekülü pigment 700 (P 700) olarak tanımlanmakta olup, en yüksek ışık absorpsiyonu 700 nm da gerçekleşir. Özel klorofil-a molekülünün diğer klorofil moleküllerinden farklı daha uzun dalga boyundaki ışıkları absorbe edebilmesidir.

Fotosistem-I de karotin, karotinoid, klorofil-b ve normal klorofil-a molekülleri tarafından absorbe edilen ışık enerjisi molekülden moleküle aktarılarak en sonunda P 700 molekülüne (klorofil-a) ulaştırılır. Bir elektron vericisi olarak görev yapan P700 molekülü elektron vererek yükseltgenir. Bu işlem elektron aktarımında temel işlemdir.



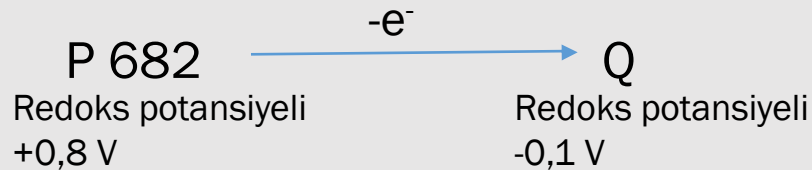
Fotosistem-I de elektronun alıcısı bağı ferrodoksindir. P 700'ün redoks potansiyeli + 0,46 volt iken, elektron alıcısı olarak görev yapan bağı ferrodoksinin redoks potansiyeli - 0,44 volttur.



P700 den çıkan e- bağı ferrodoksine ulaşır. Bu yukarı doğru taşınmadır. Gerek duyulan enerji fotosistem-I pigmentleri tarafından absorbe edilen ışık enerjisinden sağlanır.

Fotosistem-II

Fotosistem-II de elektron vericisi, ışık absorpsiyonunu maksimum 682 dalga boyunda gerçekleştiren ve P682 olarak tanımlanan özel klorofil-a molekülüdür. P682 tarafından verilen elektron Q ile gösterilen madde tarafından alınır. Fotosistem-II de birincil elektron alıcısı olan bu madde bazı bilim adamlarına göre bir plastokinon dur. Birincil enerji aktarımı;



Şeklinde bir yukarı doğru taşınmadır. Bunun için gerekli enerji sudan sağlanır ve bu enerji ile H₂O parçalanarak gerekli e⁻ açığa çıkar.

Yüksek bitkilerde cereyan eden bu 2 tip fotosistem birlikte görev yaparlar ve elektronların sudan başlayarak NADP⁺ ye değin aktarılmasını gerçekleştirirler. Diğer bir deęişle ışık tepkimelerinde su elektron veren, NADP⁺ ise elektron alan maddelerdir.

Fotosistemlerde Elektron Akışı

Fotosistem-II de elektron vericisi olan su



Şeklinde parçalanır ve açığa çıkan elektronlar P 682 ye oradan da daha önce açıklandığı gibi Q bileşğine aktarılır. Q bileşğine gelen elektronlar aşağı doğru taşınma ile önce sitokrom-b ye oradan da plastokinona aktarılır. Ayrıca plastokinona fotosistem-I deki baęlı ferrodoksinde de elektronlar aktarılmaktadır. Plastokinonlardaki elektronlar sitokrom-f ye oradan da plastosiyanine aktarılır. Plastosiyan kendine gelen elektronları daha önce açıklandığı şekilde yükseltgenmiş durumda bulunan P 700 e aktarılır.

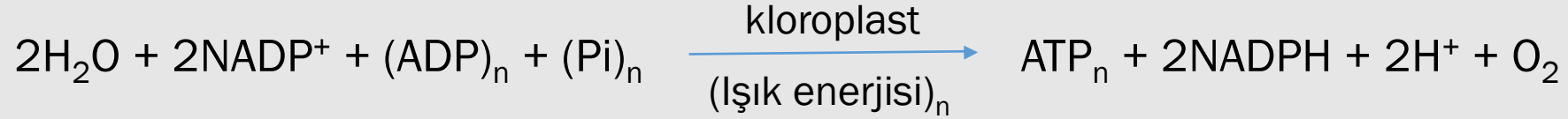
Fotosistem-I de P 700 e gelen elektronlar yukarı doğru taşınma ile önce baęlı ferrodoksinde gelirler. Baęlı ferrodoksinde gelen elektronlar buradan çözünebilir ferrodoksinde aktarılırlar. Ferrodoksin elektronları NADP⁺ ya aktararak NADP⁺ yı



taşınımı sona erer.

Işık tepkimeleri sonunda açığa çıkan enerji ATP ve NADPH şeklinde depo edilirler.

Fotosentezde cereyan eden ışık tepkimeleri özet olarak;



gösterilebilir.

Fotosistem-II de P 682 den çıkan elektronun NADP+ aktarılması aşamasında ADP nin fotolize edilerek ATP nin sentezlenmesine **Döngüsel Olmayan Fosforilizasyon** denir. Buna karşın fotosistem-I de P 700 den çıkan ve bağlı ferrodoksin tarafından alınan elektronların bir bölümü NADP+ yerine fotosistem-II deki Pilastokinona aktarılır. Pilastokinon bağlı ferrodoksinin elektron alıcısı görevini yapar. Böylelikle döngüsel bir elektron akımı oluşur. Bu tür elektron akımının neden olduğu fosforilizasyona ise **Döngüsel Fosforilasyon** denir.

Karanlık Tepkimeleri (CO₂ Özümlemesi)

Karanlık tepkime aşamasında ışık tepkimesi sonucu NDPH ve ATP şeklinde depo edilen enerji kullanılarak CO₂ karbonhidratlara ve çeşitli organik bileşiklere dönüştürülür.

Fotosentezin karanlık tepkimelerinde CO₂ özümlemesi 3 grup altında açıklanmaktadır.

- 1) C3 bitkilerinde CO₂ özümlemesi (Calvin-Benson Mekanizması)
- 2) C4 bitkilerinde CO₂ özümlemesi (Hatch-Slack Mekanizması)
- 3) KAM bitkilerinde CO₂ özümlemesi (Krasulasean Asit Metabolizması)

1. C3 Bitliklerinde CO₂ Özümlemesi (Calvin-Benson Mekanizması)

Karbondiyoksit özümlemesinde ilk şeker oranı olarak 3 karbonlu şekerleri oluşturan bitkilere C3 bitkileri denir. Bu tip CO₂ özümlemesi, Calvin Benson şeklinde adlandırılan bir seri tepkimeler sonunda oluşmaktadır.

Özümlemede CO₂ ilk önce 5 karbonlu bir bileşik olan Ribüloz 1-5 difosfat tarafından alınmaktadır. RiDP, Riboloz 1-5 difosfat karboksilaz enzimi aracılığıyla birer molekül CO₂ ve H₂O alarak 3 karbonlu 2 molekül 3-fosfo gliserik aside dönüşür.

Daha sonra 2 molekül 3 fosfogliserik asit oluşur. Bu arada ATP ADP ye dönüşür. Aktif haldeki 1,3 difosfogliserik asit molekülü 1H⁺ iyonu ile ışık tepkimelerinde oluşmuş 2 molekül NADPH dan iki elektron alarak indirgenir. Bu tepkime sırasında maddeden 1 fosfat ayrılarak 2 molekül 3-fosfo gliseraldehit (3PGAL) oluşur.

Buraya kadar oluşan tepkimeler (yani CO₂ in RiDP ile bağlanarak 3PGAL ye indirgenmesi olayı) şu şekilde özetlenebilir:

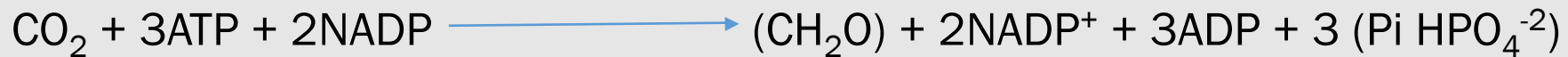


C3 CO₂ özümlemelerinde ilk oluşan kararlı ürün 3 Fosfogliseraldehittir ve Calvin -Benson döngüsünde anahtar görevi görür. Bu, bir seri karışık tepkimeleri başlatarak Ribuloz-5-fosfatın oluşmasını sağlar. Ri-5-P ise Ribuloz-5-fosfat kinaz enzimi ve ATP aracılığıyla döngünün başlangıç maddesi olan Ri-1-5-difosfata dönüşür.

Anahtar bileşik olan 3-PGAL in fazlası kloroplastlardan dışarı atılır ve glikoz, sakkaroz, fruktozanlar ve hücre duvarı karbonhidratları gibi çeşitli heksozların oluşması sağlanır. Ya da 3 PGAL plastidler içerisinde nişasta sentezini oluşturur veya çeşitli metabolik işlevlerde kullanılır. Bu tip karmaşık karbonhidrat bileşiklerinin sentezinde kullanılmak üzere fazladan 1 mol 3 PGAL oluşabilmesi için Calvin-Benson döngüsünün 3 kez tamamlanması gerekir.

Döngü 3 kez tamamlandığında 6 molekül 3 PGAL (18 karbon) oluşur. Bunun 5 tanesi 3 molekül Ri-1-5-disfosfatı oluşturur. Geriye kalan 1 molekül 3 PGAL ise daha önce açıklanan çeşitli heksozların oluşmasında kullanılan 3 PGAL dır.

Calvin-Benson döngüsünün tamamlanması için gerekli maddeler ile oluşan tepkime ürünleri

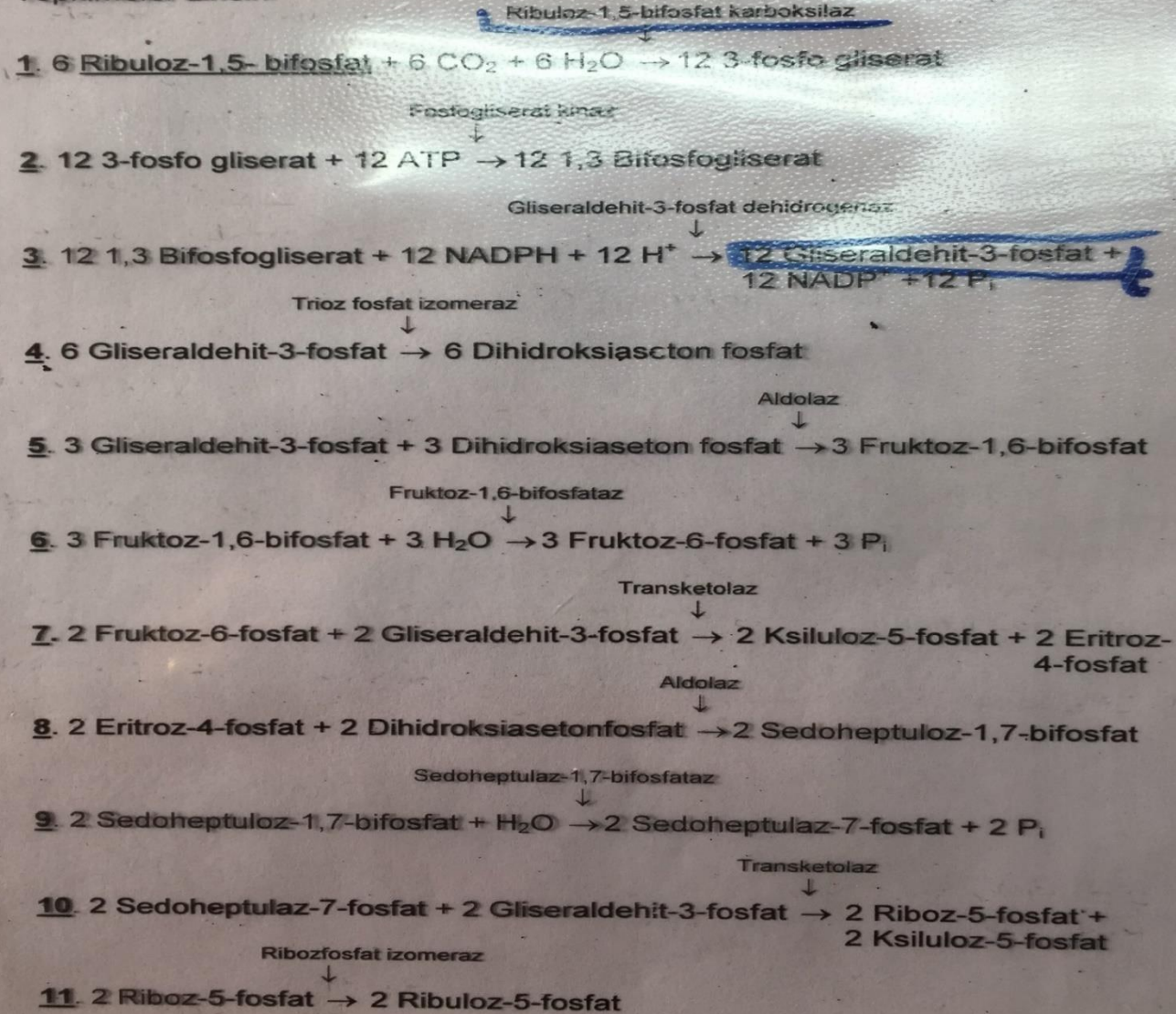


şeklinde özetlenebilir.

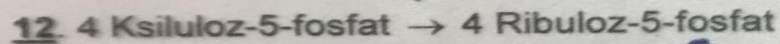
C₃ BİTKİLERİNDE CO₂ ÖZÜMLEMESİ (CALVIN DÖĞÜSÜ)

C₃ Bitkilerinde CO₂ özümlemlip Glukozon oluşabilmesi birbirini takip eden tepkimeler zinciri ile oluşmaktadır. Tepkimenin başlaması için CO₂ nin Ribuloz-1,5- bifosfat tarafından tutulması gerekir. C₃ Bitkilerinde CO₂ tutucusu Ribuloz-1,5- bifosfat tır.

Tepkimeler zinciri:



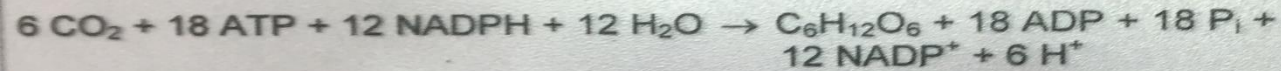
Fosfopentoz epimeraz



Fosforibuloz kinaz

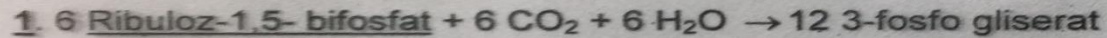


Toplam:



Reaksiyon sonucu oluşan Ribuloz-1,5-bifosfat tekrar su ve CO₂ ile reaksiyona girerek Calvin döngüsünü devam ettirmektedir.

Ribuloz-1,5-bifosfat karboksilaz



Calvin döngüsünde 6 karbonlu şeker olan Glukozon oluşabilmesi için Calvin döngüsünün 6 kez tekrarlanması gerekmektedir. Çünkü her bir döngü sonunda sisteme ancak 1 mol C dahil edilmektedir.

Döngü 6 kez tamamlandığında 12 mol Gliseraldehit-3-fosfat (36 C atomu) oluşmaktadır. Bunun 2 molü 1 mol glukozu oluşturmada kullanılmaktadır.

→ 2 mol Gliseraldehit-3-fosfat = 6 C ⇒ 1 mol Glukoz (6 C)

→ Geriye kalan 10 mol Gliseraldehit-3-fosfat (=30 C atomu) döngünün 6 kez tamamlanması için gerekli olan 6 mol Ribuloz-1,5-bifosfatın oluşumunda kullanılmaktadır.

Calvin döngüsünde Glukozun sentezlenmesi:

Calvin döngüsünün 6. basamağında oluşan fruktoz-6-fosfattan glukoz sentezlenmektedir. Reaksiyon zinciri:

Fosfoglukoizomeraz



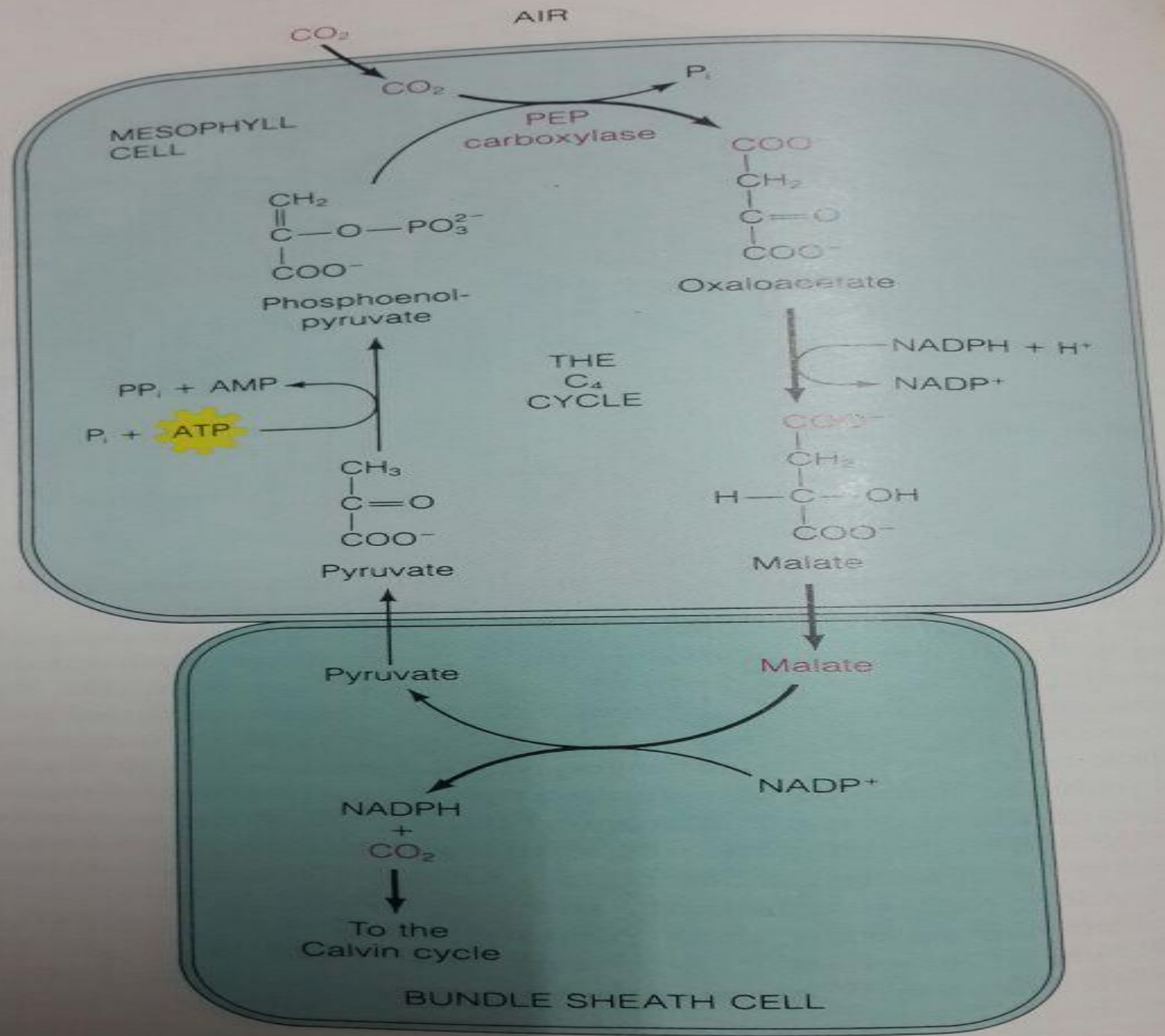
Glukoz-6-fosfataz



2. C4 Bitkilerde CO₂ Özümlemesi (Hatch-Slack Mekanizması)

CO₂ özümlemesinde ilk ürün olarak 4 karbonlu bileşiklerin oluştuğu CO₂ özümlemesi C3 tipi CO₂ özümlemesinden farklıdır ve bu tip CO₂ özümlemesi yapan bitkilere C4 bitkileri denir.

Farklı bitkiler üzerinde fotosentezle ilgili araştırmalar yapan araştırmacılar özellikle bazı sıcak iklim bitkilerinde (mısır, sorgum gibi) Calvin-Benson döngüsüne ek olarak daha farklı mekanizma ile ve daha fazla miktarda fotosentezin oluştuğunu saptamışlardır. C4 bitkilerinden mısır, sorgum, şeker kamışı ve tropik çayır bitkilerinde CO₂, Ribuloz 1-5 difosfat tarafından değil de fosfoenolpiruvat (PEP) tarafından fikse edildiği saptanmıştır. Bu bitkilerde karbondioksit özümlemesi yani karboksilasyon ve CO₂ in açığa çıkarılması yani dekarboksilasyon yaprağın değişik hücrelerinde oluşmaktadır. Karboksilasyon yaprakların mezofil hücrelerinde oluşurken, dekarboksilasyon destek doku hücrelerinde gerçekleşmektedir. Destek doku hücreleri floem ve ksilem iletim dokularının çevresinde yoğunlaşırken, mezofil hücreleri de iki tabaka halinde destek doku hücrelerinin çevresinde destek doku hücrelerinin çevresinde yer almaktadır.



C4 bitkilerinde CO₂ özümleme mekanizması özet olarak;

- 1) Pirüvik asit ATP ve Pi ile fosforilize olarak fosfoenolpirüvik asit oluşur. Bunun tuzu fosfoenolpirüvattır (PEP). Bu tepkime için ATP ve fosfoenolpirüvikasit karboksilaz enzimine ihtiyaç vardır.
- 2) PEP, CO₂ ve H₂O ile tepkimeye girerek Pi açığa çıkar ve oksal asetik asit (OAA) oluşur.
- 3) OAA özel malat dehidrogenas enzimi yardımıyla NADPH tarafından malik aside indirgenebilir. Ya da
- 4) OAA aspartat aminotrasferaz enzimi yardımıyla transaminasyona uğrarak aspartik asit oluşur. Bu durumda absorbe edilen CO₂ amino asit metabolizmasında kullanılır.
- 5) 3 basamakta açıklandığı şekilde oluşan malik asit enzimi yardımıyla NADPH tarafından dekarboksilize edilerek CO₂ ve pirüvik asit oluşur. Açığa çıkan CO₂ Ri 1-5 difosfat tarafından absorbe edilerek Calvin-Benson döngüsüne göre özümelenir.

CO₂ ile birlikte oluşan pirüvik asit 1. basamakta açıklandığı şekilde tepkimeye girer ve döngü sürer.

Optimum koşullar altında C4 bitkilerinde fotosentez oranı diğer bitkilere göre yaklaşık 2 kat daha fazladır. PEP karboksilaz enzimi RİDP-karboksilaz enzimine göre daha düşük CO₂ konsantrasyonlarını değerlendirebilir. Bu durum C4 bitkileri için önemli bir avantajdır.

C4 bitkileri su noksanlığına karşı daha dayanıklıdır.

C4 bitkilerinde PEP-karboksilaz enzimi düşük sıcaklığa karşı duyarlıdır. Bu nedenle C4 döngüsü sıcak iklim yöresi bitkilerinde oluşur.

3. KAM Bitkilerinde CO₂ Özümlemesi (Krassulasean Asit Mekanizması)

Krassulasean asit mekanizması ile CO₂ özümlemesi yapan bitkiler KAM bitkileri olarak adlandırılmıştır. Bu bitkiler tipik olarak arid (kurak) yöre bitkileridir. Bu bitkilerin bazıları çölde, su kapsamı düşük sığ topraklarda ve tuz stresi gösteren koşullarda yetişirler. KAM bitkilerini Crassulaceae, Cactaceae ve Euphorbiaceae familyalarına giren bitkiler oluşturur.

KAM bitkilerinde stomlar gece açıldığı için buhar halinde su yitmesi absorbe edilen CO₂ e oranla çok azdır. Stomaları gündüz tamamen kapandığı için su kaybı en az düzeye iner.

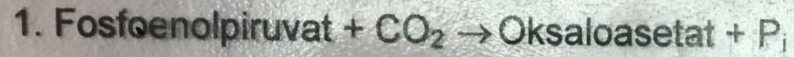
KAM bitkilerinde malik asidin dekarboksilasyonu (CO₂ in açığa çıkarılması) sonucu CO₂ özümленerek fotosentez sürdürülür.

Yapılan araştırmalara göre kazanılan her 1 gram CO₂ için KAM bitkilerinde 50-100 g buhar halinde su yitmesine karşın C4 bitkilerinde 500 g, C3 bitkilerinde ise 1000 g su buhar halinde yiter.

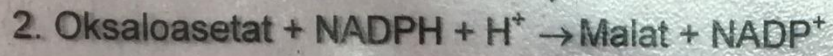
KAM Bit kilerinde CO₂ fiksasyonu yolu

Tepkimeler:

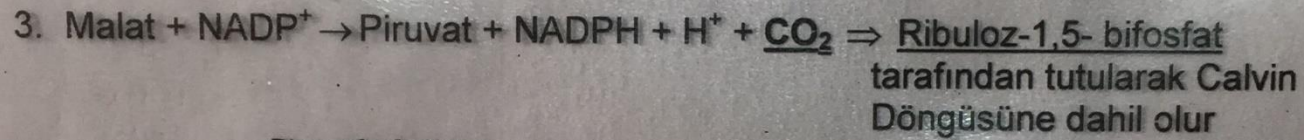
Fosfoenolpiruvat karboksilaz



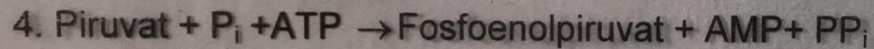
Malat dehidrogenaz



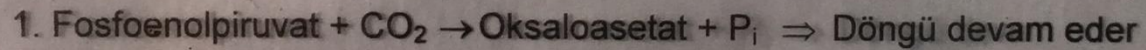
Malat dehidrogenaz



Piruvatfosfodikinaz



Fosfoenolpiruvat karboksilaz



Krassulasean asit metabolizmasına göre KAM bitkilerinde CO₂ özümlemesi yolu:

Gece açılan stomalardan giren CO₂ sitoplazma içerisinde bulunan PEP karboksilaz enzimi yardımıyla PEP tarafından tutulur ve oksalasetik asit (OAA) oluşur. CO₂ in tutucusu olan PEP ise geceleri nişastanın glikolitik olarak parçalanması sonucu oluşmaktadır. Bu tip bitkilerde geceleri nişasta miktarlarının önemli oranda değişmesi bunun önemli bir kanıtıdır.

Oksal asetik asit malatdehidrogenaz enzimi aracılığıyla malik aside dönüşür. Malik asit ise gece boyunca hücre vakuolleri içerisinde birikir.

Gündüz stomalar kapanır ve malik asit NADH malik enzimi aracılığıyla dekarboksilasyona uğrar ve CO₂ oluşur.

Burada 2 görüş vardır;

- 1) Malik asidin dekarboksilasyonu sonucu açığa çıkan CO₂ Calvin-Benson döngüsüne girerek karbonhidratların sentezi gerçekleşmektedir.
- 2) Malik asit oksalasetik aside dönüşmekte ve OAA in dekarboksilasyonu sonucu CO₂ oluşmakta ve oluşan CO₂ Calvin-Benson döngüsüne girerek karbonhidratların sentezi gerçekleşmektedir.

KAM bitkileri çeşitli yönlerden C4 bitkilerinden farklılık gösterir. Örneğin KAM bitkilerinde malik asit CO₂ in biriktirdiği bir madde olarak görev yapmasına karşın, C4 bitkilerinde malik asit CO₂ vericisi olarak görev yapan aktif bir ara maddedir.

KAM bitkilerinin özellikleri özet olarak;

- 1) KAM bitkilerinde stomalar gece açılır
- 2) Transpirasyon gece oluşur
- 3) CO₂ alımı gece olur
- 4) Asit içeriği gece yükselir
- 5) Nişasta miktarı geceleyin azalır
- 6) Asit miktarı gündüz azalır
- 7) Nişasta miktarı gündüz artar
- 8) Gündüz stomalar kapandığı için gaz halinde su yitmesi yok deneyecek düzeye iner