

Repetitorium chemie  
2016/2017

Metabolické  
dráhy

František Škanta

# **Metabolické dráhy**

**Primární metabolismus - trávení**

**Metabolismus sacharidů**

**Glykolýza**

**Krebsův cyklus**

**Oxidativní fosforylace**

**Metabolismus lipidů**

**Oxidace mastných kyselin**

**Syntéza mastných kyselin**

**Fotosyntéza**

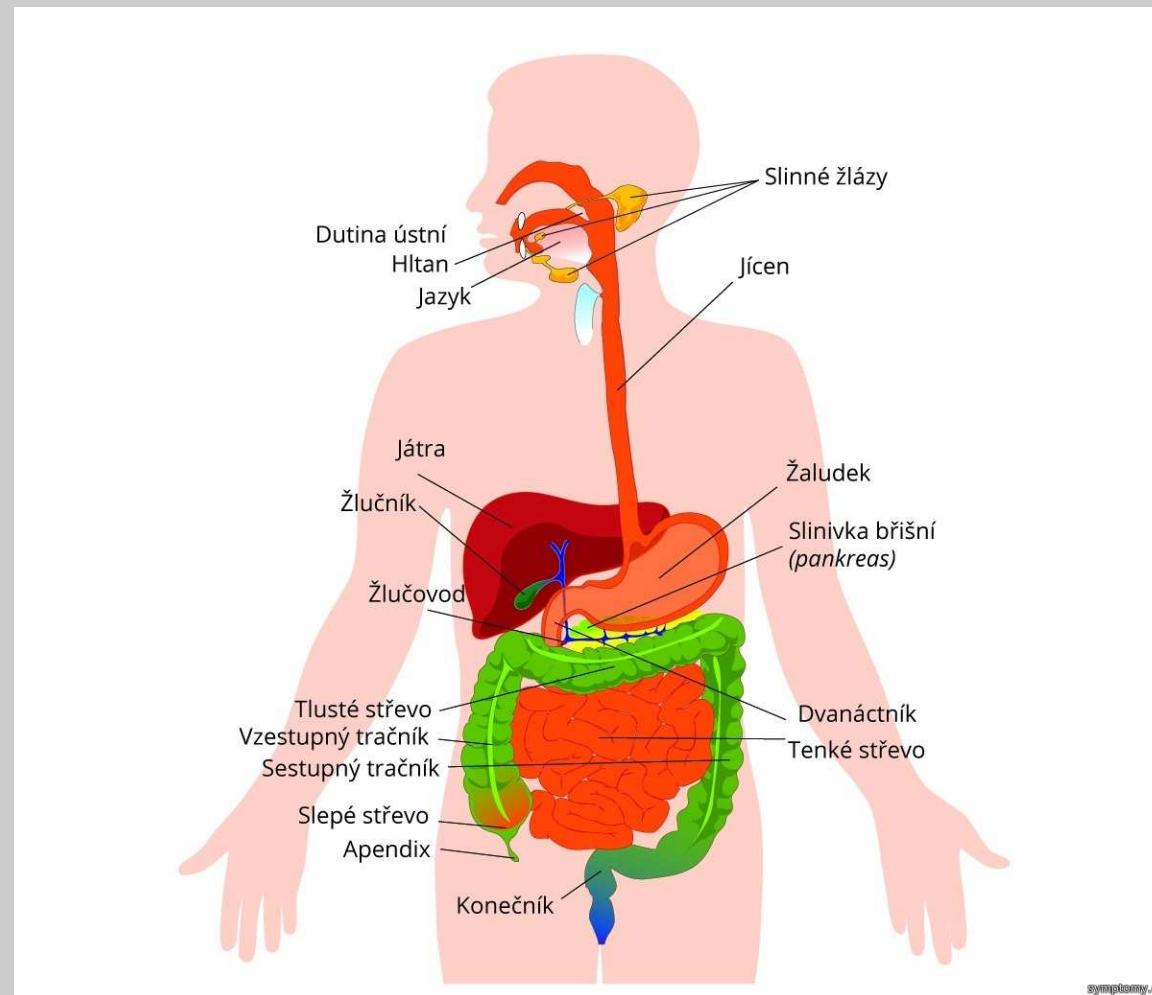
**Světelná fáze**

**Temnostní fáze**

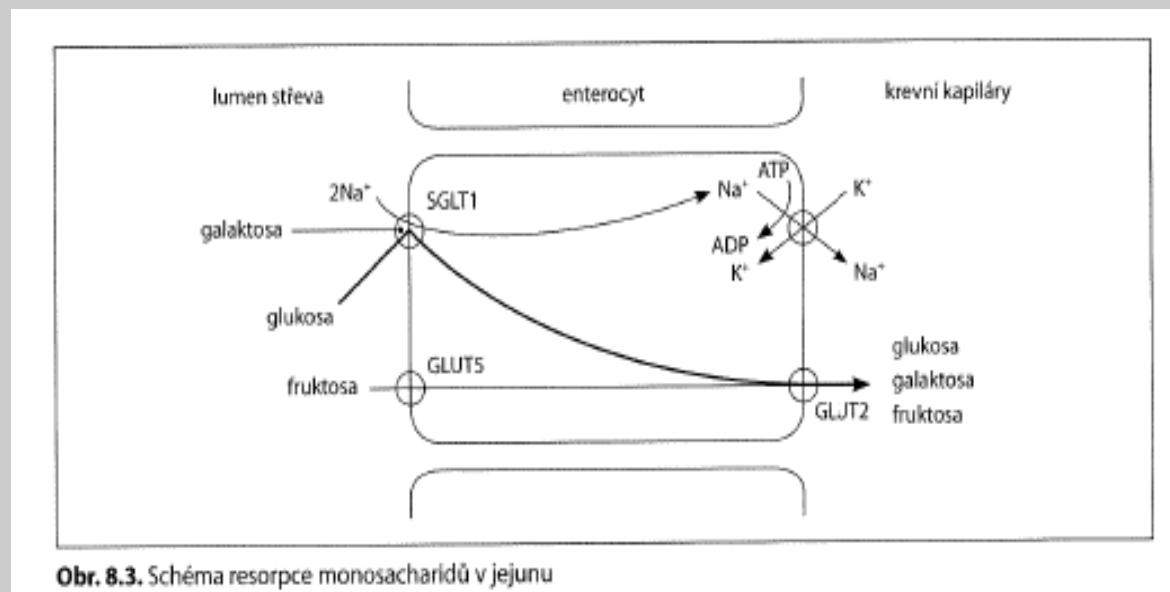
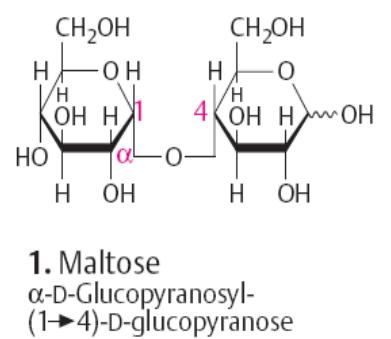
**Jaký osud potká tuto Strasbuskou kachnu  
v našem těle?**



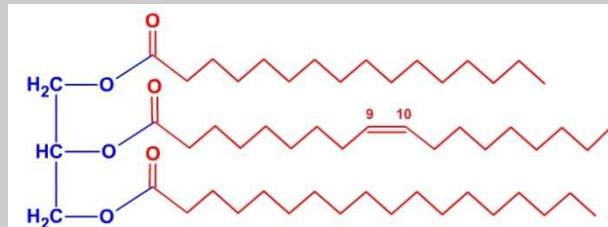
# Trávící soustava člověka



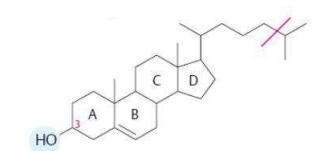
# Vstřebávání



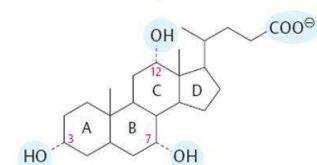
# Vstřebávání tuků



**Žlučové kyseliny**  
= cesta, jak vyloučit přebytečný cholesterol

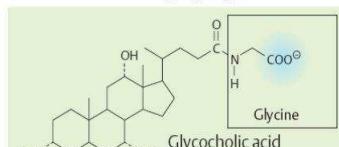


cholesterol - hydrofobní

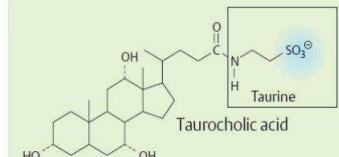


kyselina cholová - hydrofilní

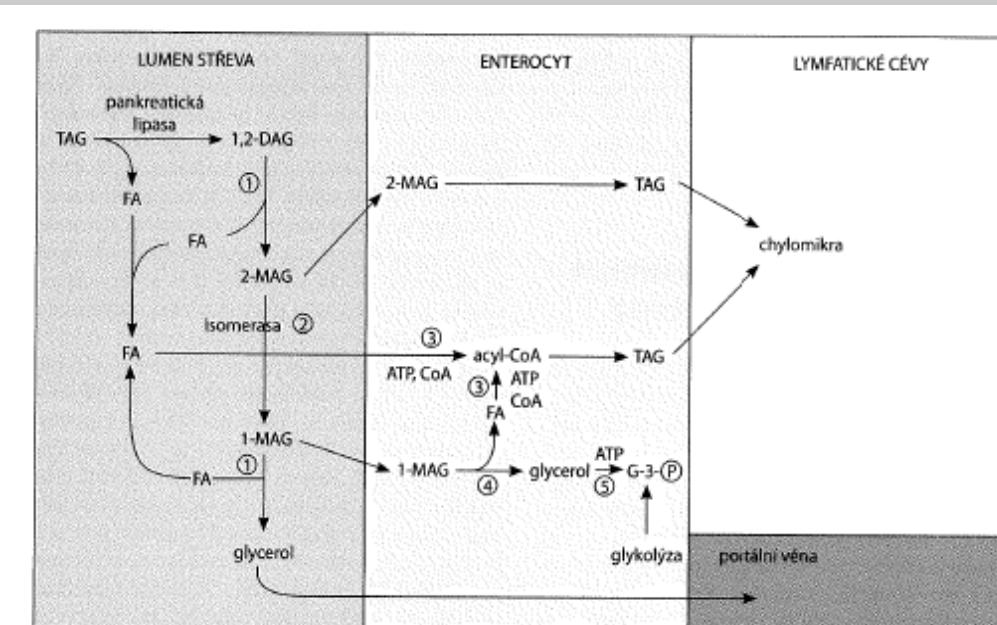
Konjugáty



Glycocholic acid



Taurocholic acid



Obr. 9.2.1. Trávení a resorpce triacylglycerolů (TAG) (upraveno podle Murray K, et al. Harper's Illustrated Biochemistry, 26<sup>th</sup> ed. New York: McGraw-Hill 2003)

1,2-DAG – 1,2-diacylglycerol; 2-MAG – monoacylglycerol; 1-MAG – 1-monoacylglycerol

1 – pankreatická lipasa; 2 – Isomerasa; 3 – acyl-CoA-synthetasa; 4 – střevní lipasa; 5 – glycerokinasa

Glykolýza

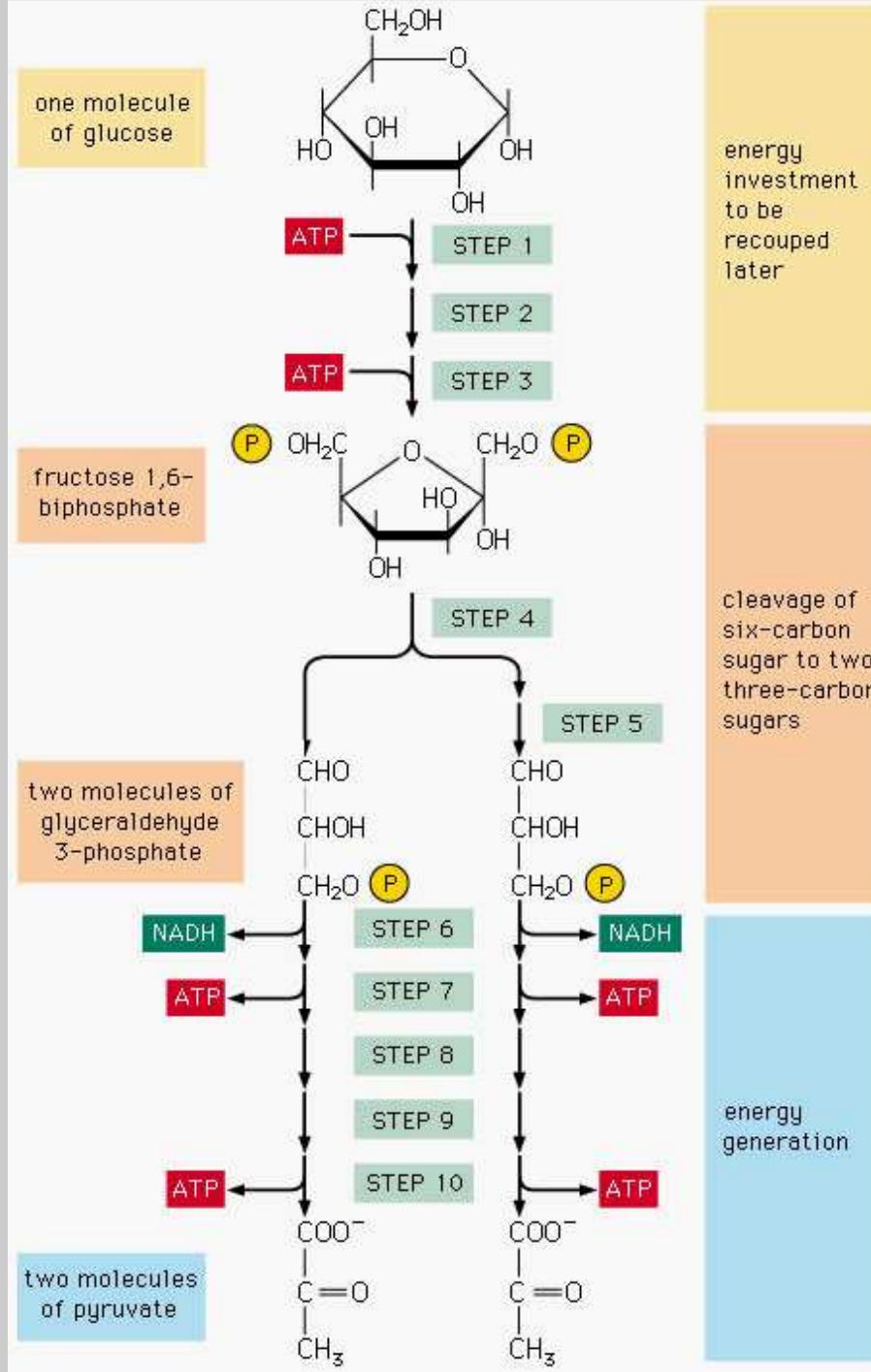
# Glykolýza

1. fosforylace

2. štěpení hexosy na dvě vzájemně převoditelné triosy

3. vytvoření ATP na úrovni substrátu.

Čistý zisk na 6 uhlíků:  
2 ATP  
2 NADH



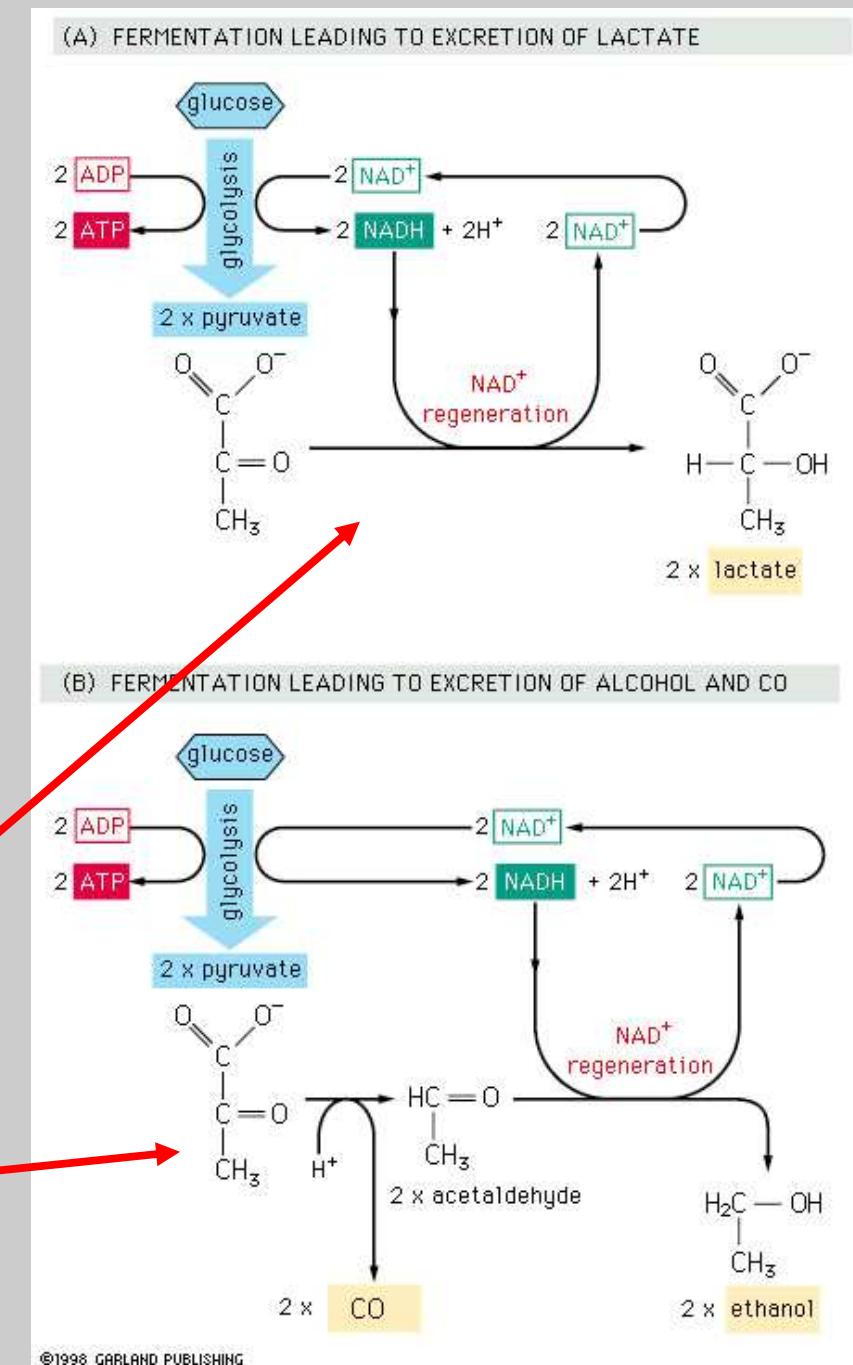
# Jaký je osud pyruátu bez přítomnosti kyslíku?

Bez přístupu kyslíku nemůže být mitochondrií využita energie obsažená v NADH

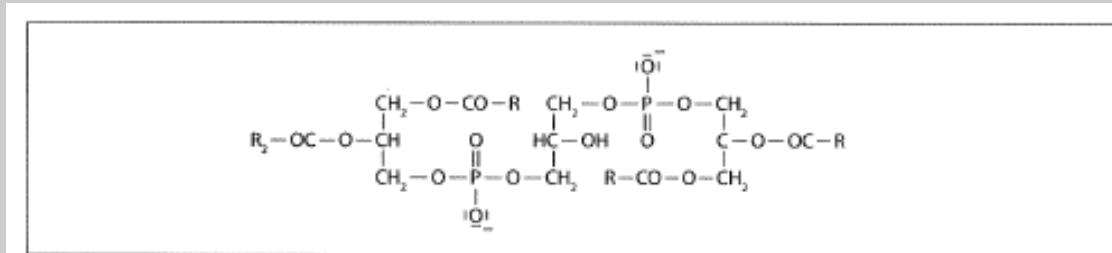
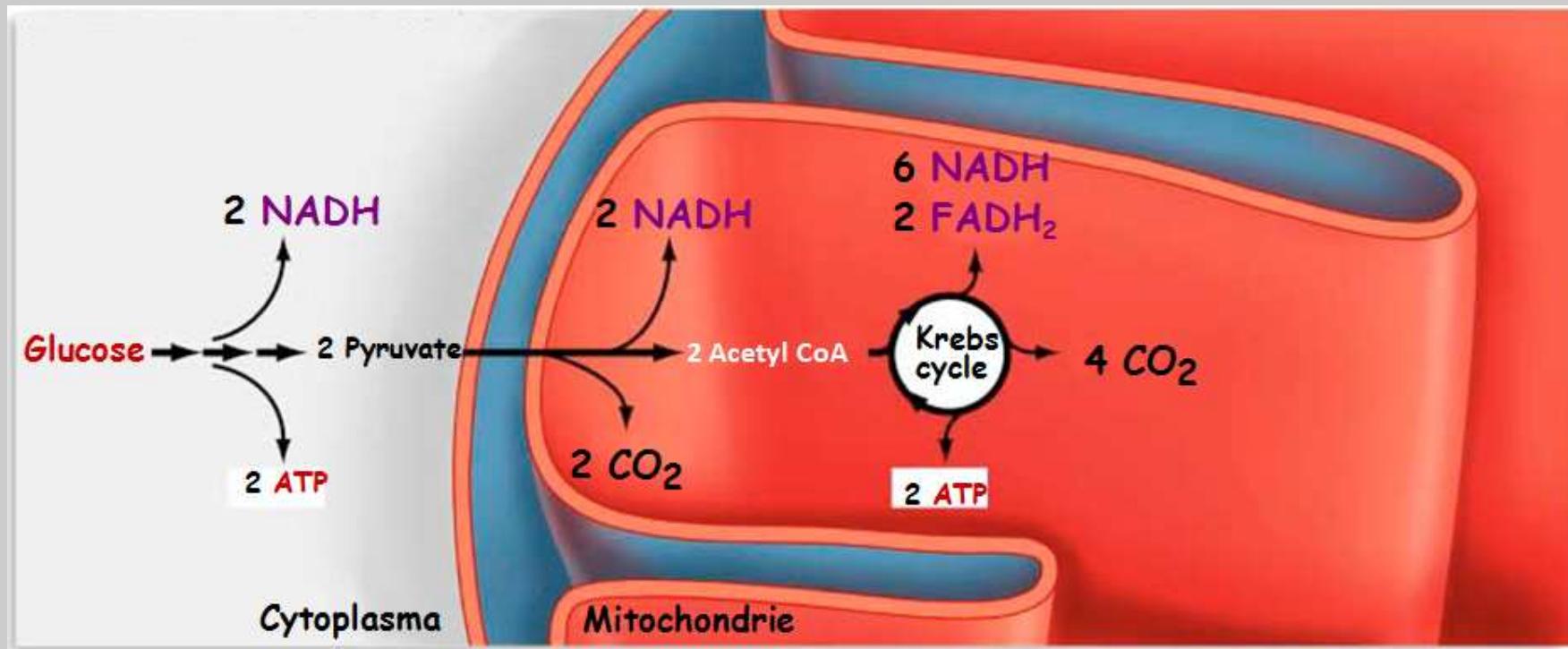
Buňka se proto musí NADH zbavit, jinak se systém inhibuje

živočichové a baktérie

rostliny a kvasinky



# Matrix mitochondrie



Obr. 5.1.2.2.5. Kardiolipin (diphosphatidylglycerol)

## Jaký je osud pyruátu v přítomnosti kyslíku?

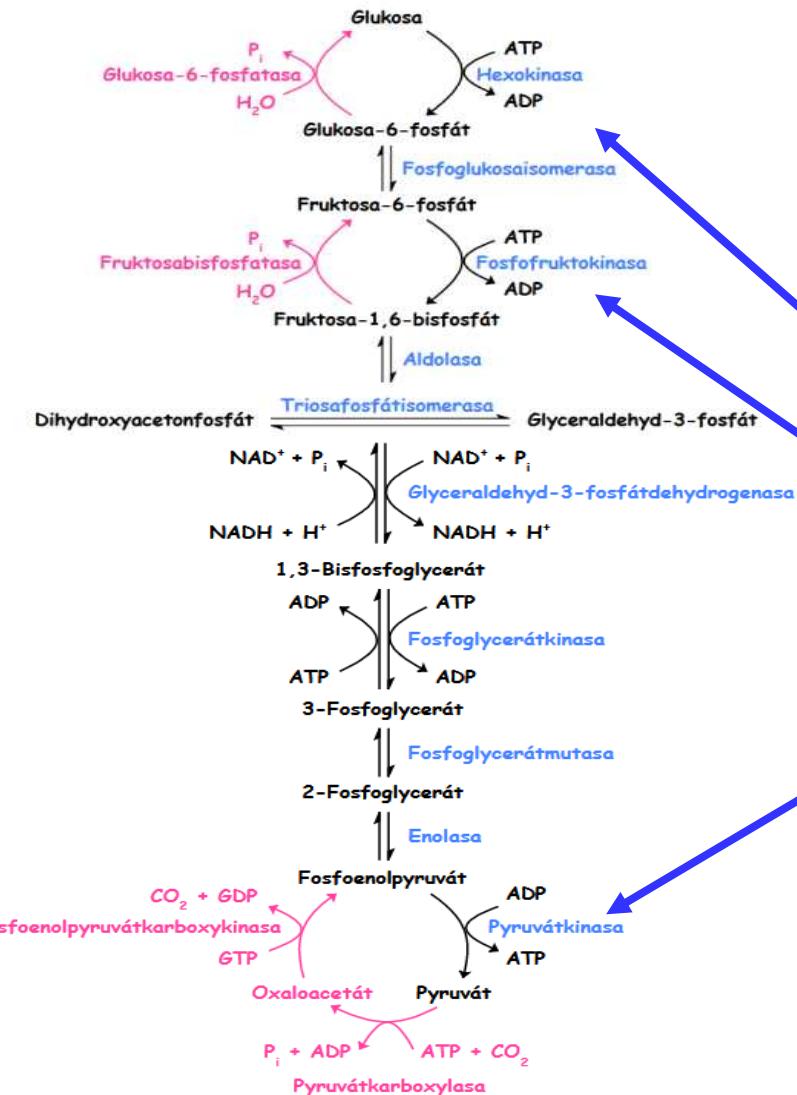
Pyruát vstupuje aktivním transportem (symport s  $H^+$ ) do matrix mitochondrie, kde je na vnitřní membráně (pyruvátdehydrogenasovým komplexem) přeměněn na acetyl-CoA.

Pyruvátdehydrogenasový komplex katalyzuje sekvenčí tří reakcí:



Komplex využívá pěti různých koenzymů: Thiaminpyrofosfát (TPP), koenzym A (CoA-SH),  $\text{NAD}^+$ , FAD a lipoamid.

# Srovnání glukózy a glukoneogeneze



## Irreversibilní kroky glykolýzy

Aktuální  $\Delta G$  tvorby pyruvátu z glukosy je - 84 kJ/mol.

Tři kroky jsou kritické (ireversibilní):

- a) Hexokinasa ( $\Delta G = -33 \text{ kJ/mol}$ )
- b) Fosfofruktokinasa ( $\Delta G = -22 \text{ kJ/mol}$ )
- c) Pyruvátkinasa ( $\Delta G = -17 \text{ kJ/mol}$ )

## Glukoneogeneza

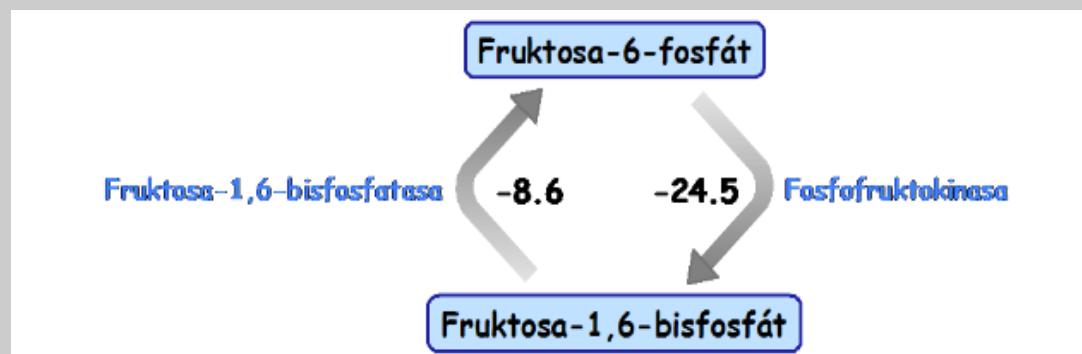
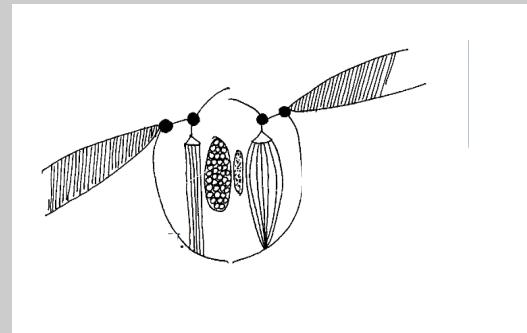
- Syntéza glukosy z **necukerných** prekurzorů:
- Laktát, aminokyseliny (uhlíkatý řetězec glukogenních aminokyselin při hladovění) a glycerol.
- Hlavním místem glukoneogeneze jsou **játra**, malé množství v ledvinách, něco málo v mozku, kosterních svalech a srdečním svalu.
- Denní spotřeba glukosy mozkem u dospělého člověka je 120 g, což je většina spotřeby těla (160g). V tělních tekutinách je 20 g glukosy a zásoba ve formě glykogenu je 190g.
- Celkově je v těle zásoba glukosy asi na jeden den.

# Reciproká regulace glykolýzy a glukoneogeneze

Glukoneogeneze a glykolýza jsou dva protichůdné pochody -  
ideální regulace = jeden pochod aktivní a druhý neaktivní.

- Insulin, signál sytosti, stimuluje expresi fosfofruktokinasy, pyruvátkinasy a bifunkčního enzymu, který vede k tvorbě a degradaci fruktosa-2,6-bisfosfátu.
- Glukagon, signál hladovění, inhibuje expresi těchto enzymů a stimuluje tvorbu fosfoenolpyruvátkarboxykinasy a fruktosa-1,6-bisfosfatasy.

# Substrátové cykly



Čmelák může létat za potravou již při  $10^{\circ}\text{C}$ . Je schopen dosáhnout potřebnou teplotu v hrudi současnou vysokou aktivitou **fosfofruktokinasy** a **fruktosa1,6bisfosfatasy**. Hydrolýza ATP vytváří teplo.

U lidí existuje onemocnění **Maligní hypertermie**, kdy dochází ke ztrátě kontroly, oba procesy probíhají současně plně a generují TEPLO.

# Metabolické dráhy

Primární metabolismus - trávení

Metabolismus sacharidů

Glykolýza

Krebsův cyklus

Oxidativní fosforylace

Metabolismus lipidů

Oxidace mastných kyselin

Syntéza mastných kyselin

Fotosyntéza

Světelná fáze

Temnostní fáze

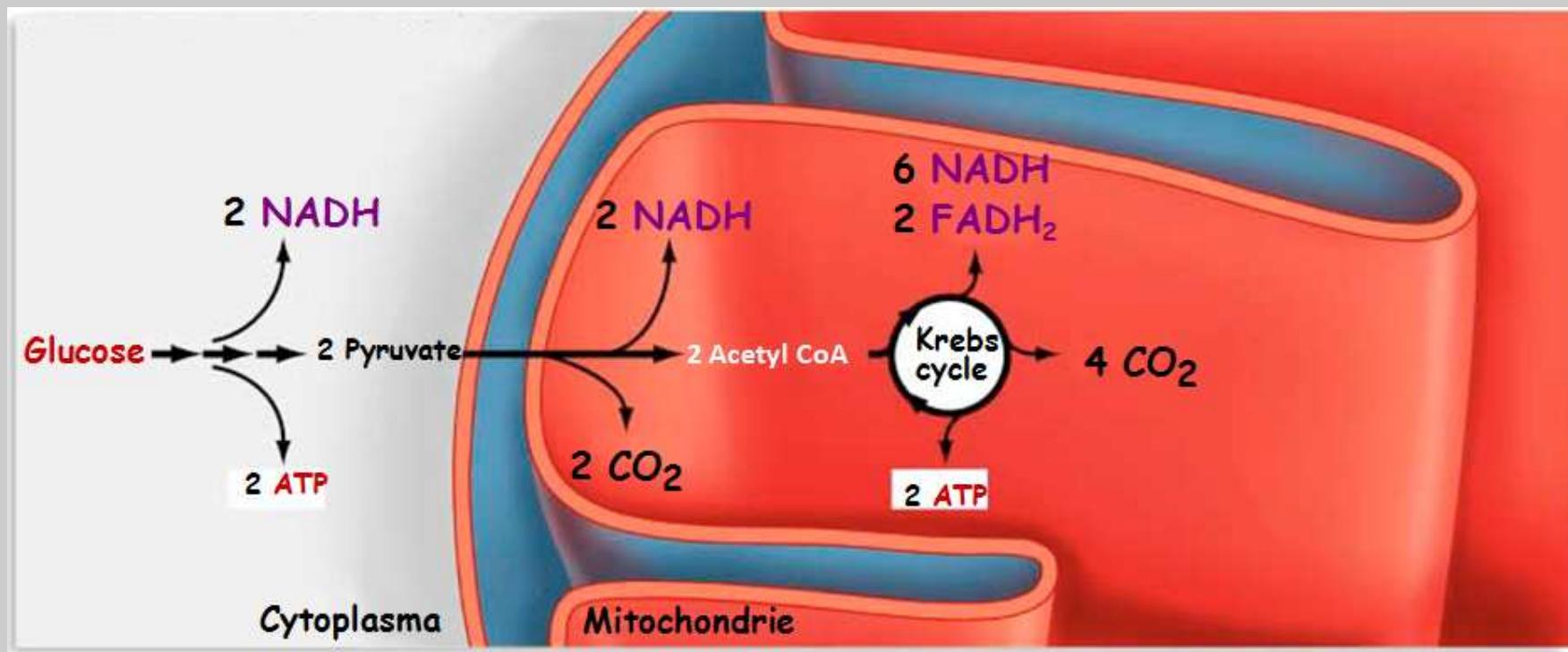
# Krebsův cyklus (1937)



Sled 8 reakcí

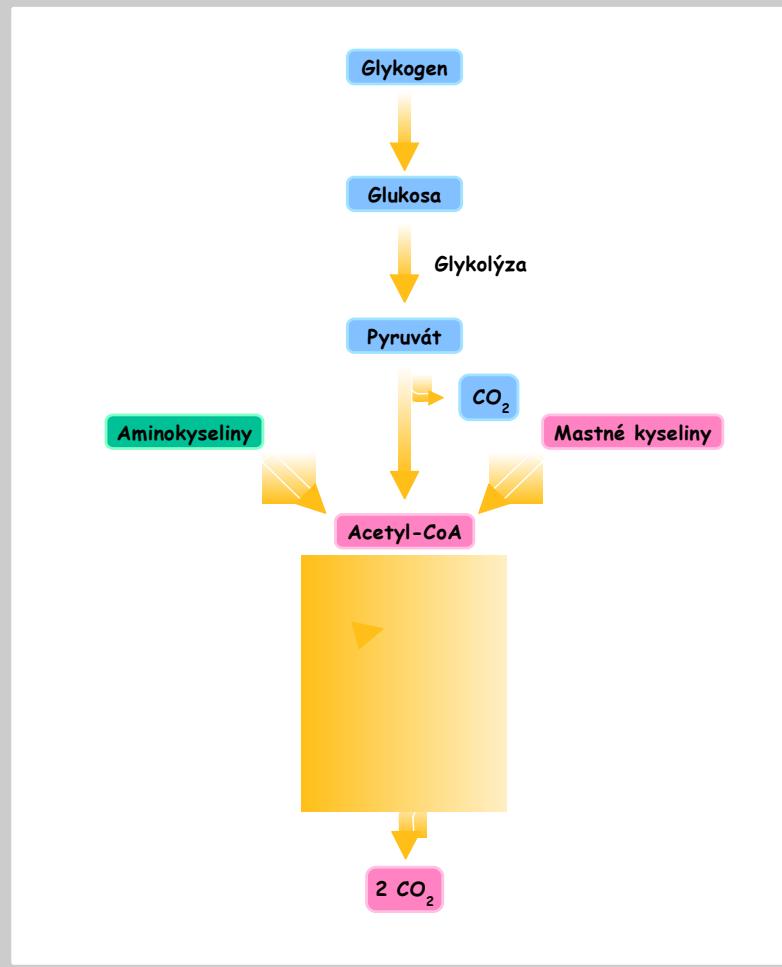
Jak probíhá?

Oxidace acetyl-CoA za vniku  $2\text{ CO}_2$  a energie uvolněná touto reakcí je „uložena“ do koenzymů (3 NADH, 1 FADH) a 1 GTP (živočichové) nebo 1 ATP (rostliny a baktérie)



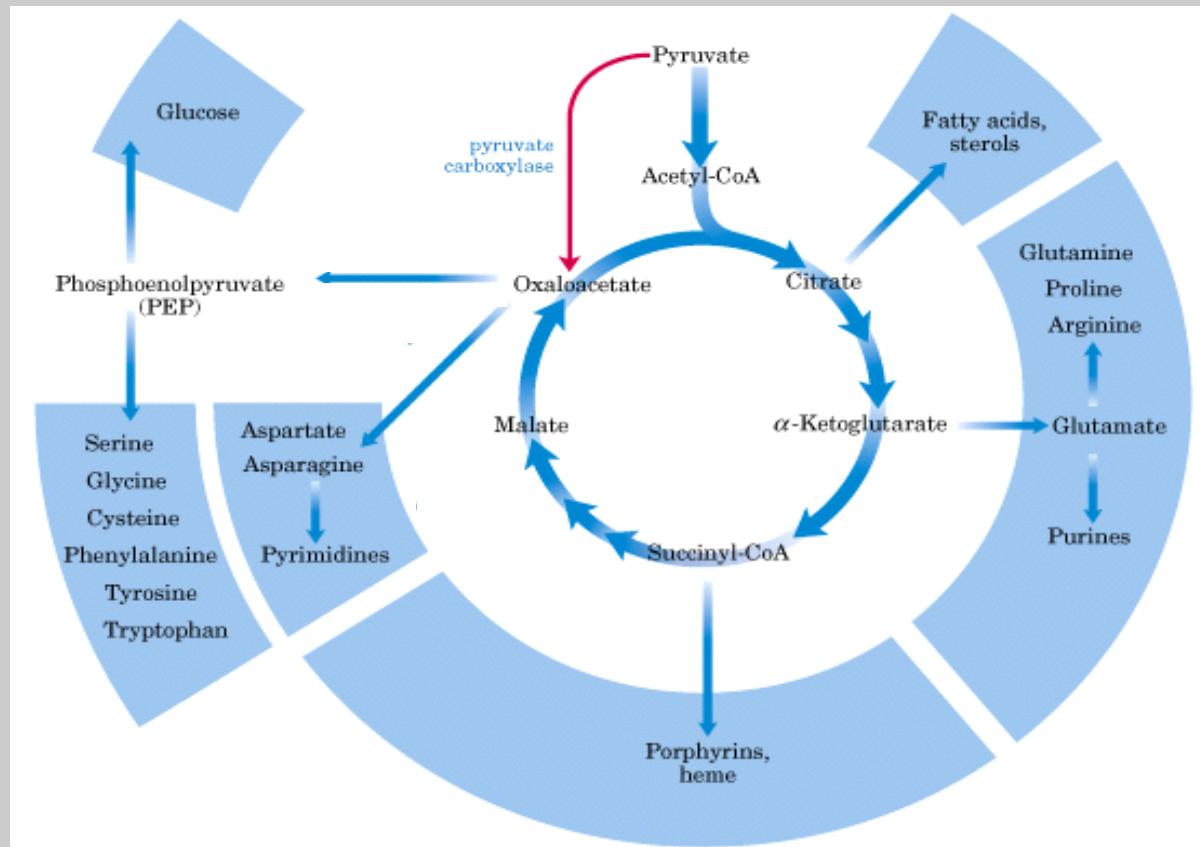
# Centrální cyklus

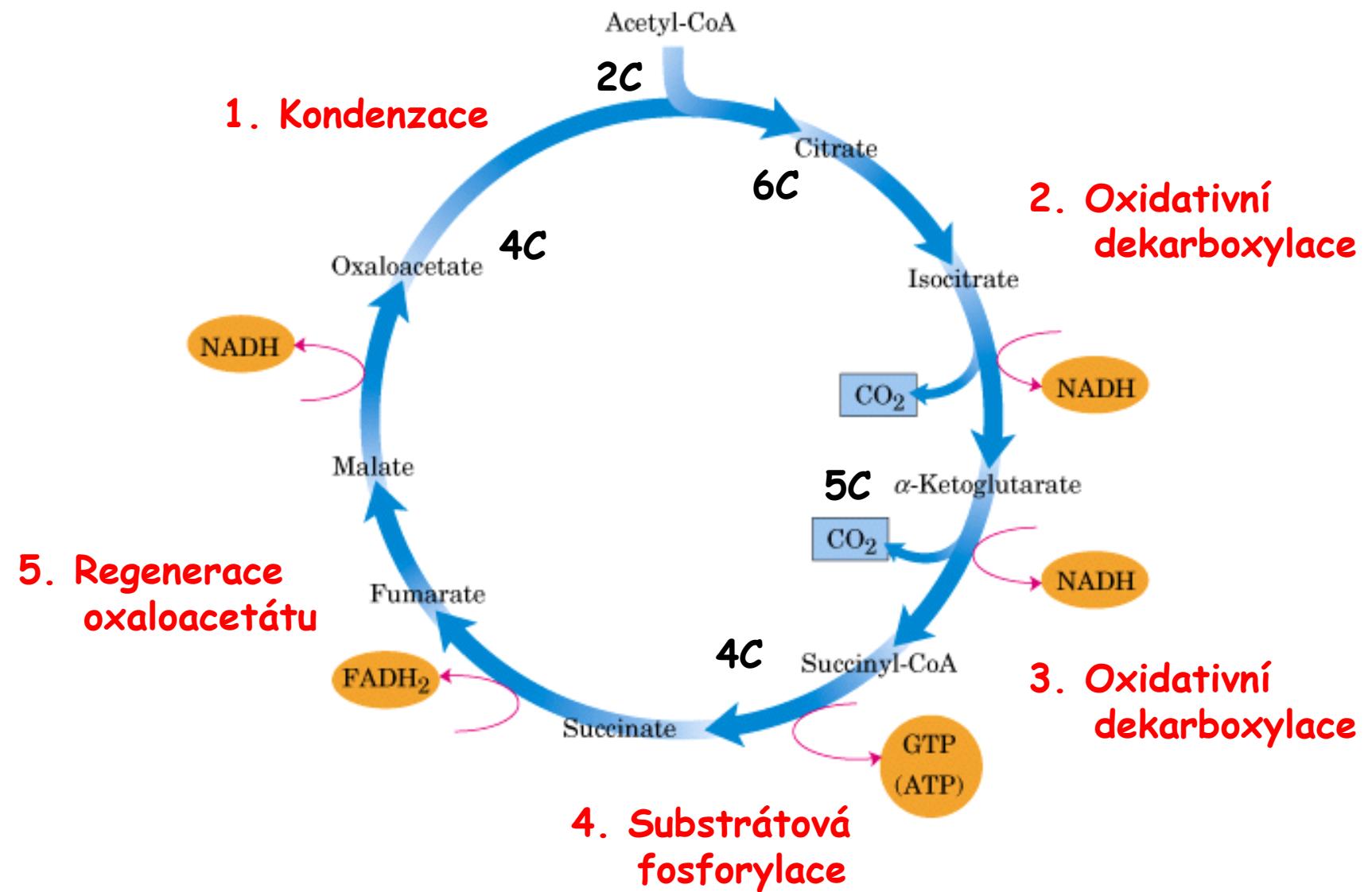
Má dvě části: **katabolickou**, kde se odbourává acetyl-CoA



# Centrální cyklus

anabolickou, která je zdrojem substrátů pro jiné dráhy





# Metabolické dráhy

Primární metabolismus

Metabolismus sacharidů

Glykolýza

Krebsův cyklus

Oxidativní fosforylace

Metabolismus lipidů

Oxidace mastných kyselin

Syntéza mastných kyselin

Fotosyntéza

Světelná fáze

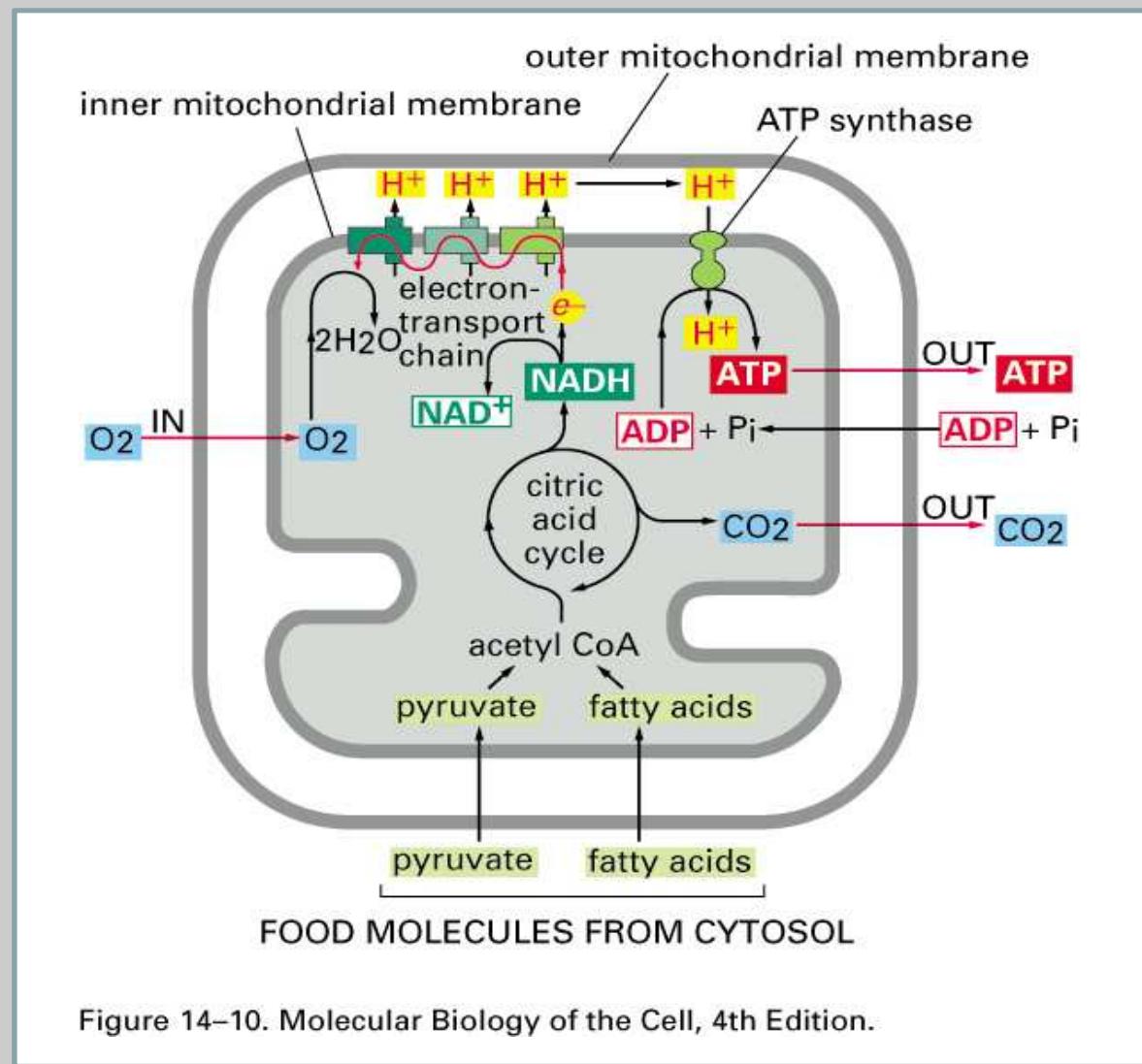
Temnostní fáze

Co znamená?

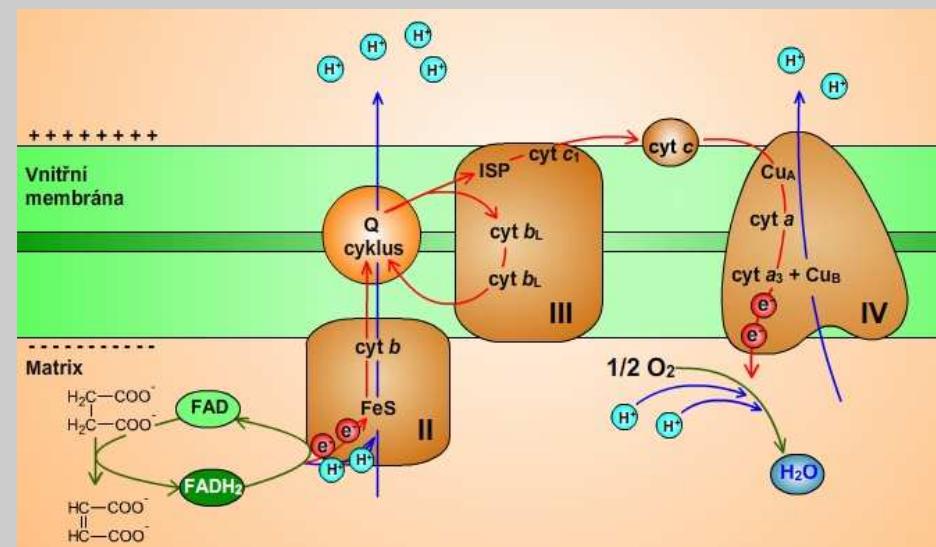
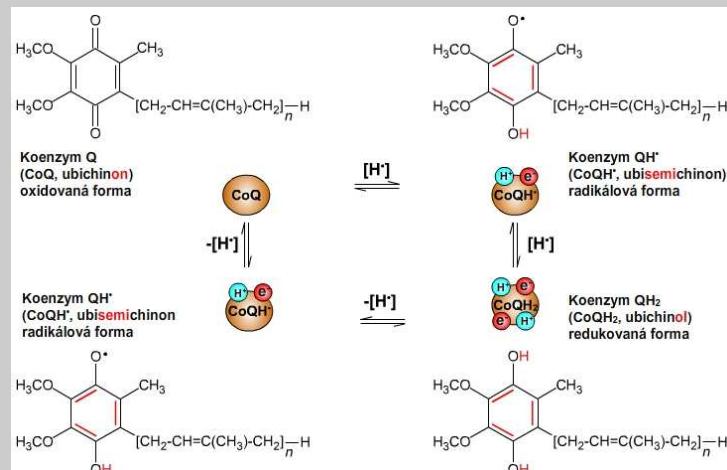
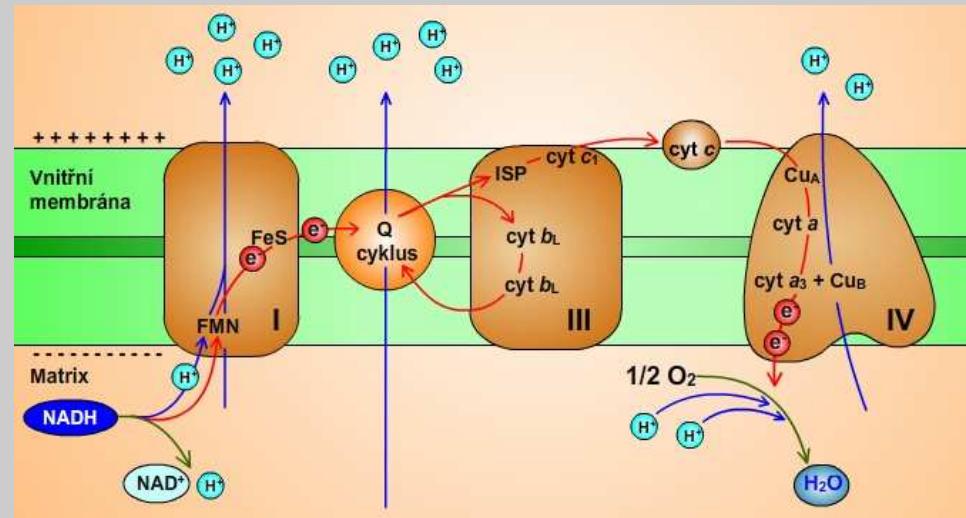
Oxidativní fosforylace

Oxidace redukovaných koenzymů  
a přeměna ADP na ATP.

# Jak mitochondrie generuje chemickou energii z živin?



# Mitochondriální elektronový transport

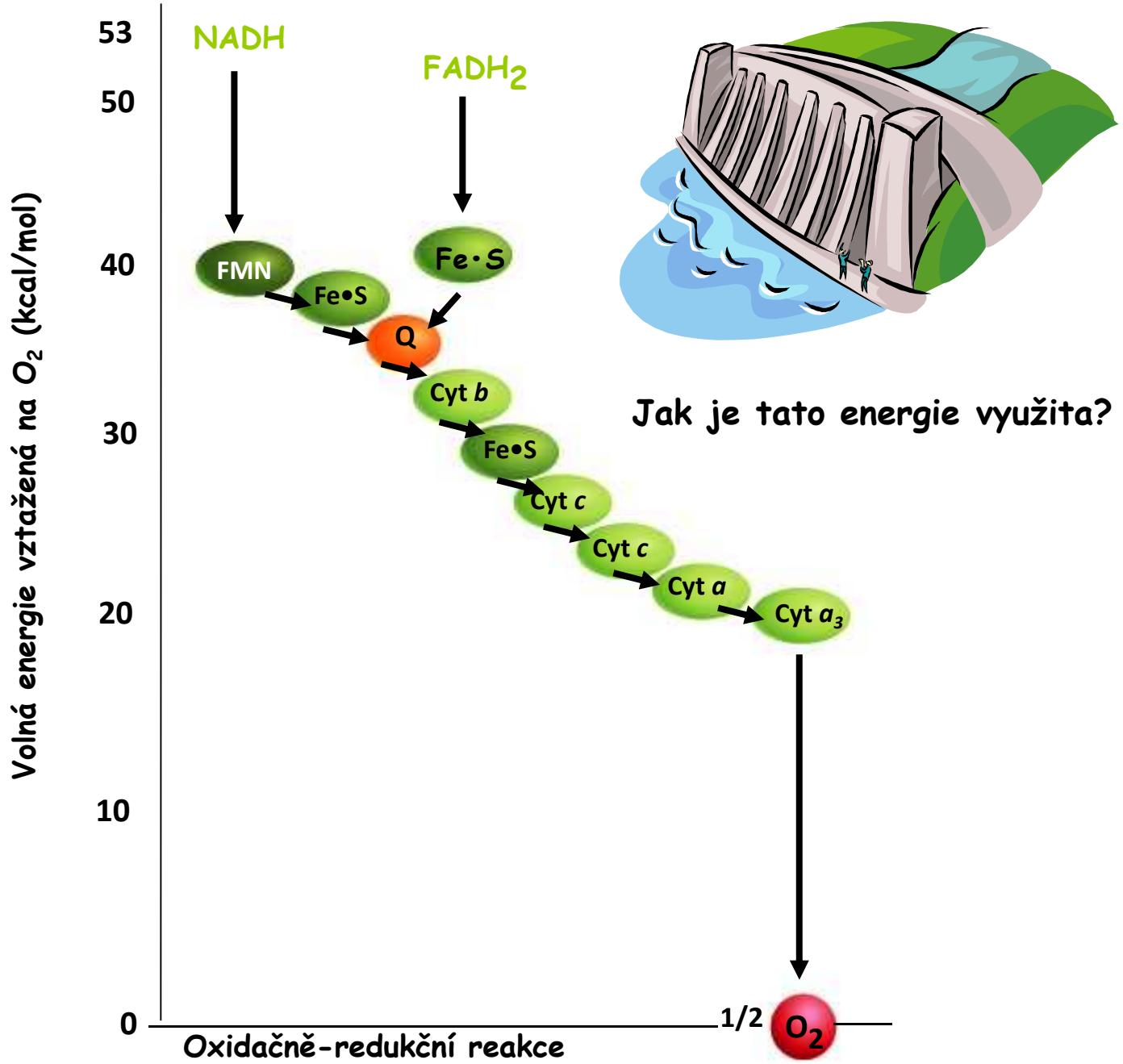


## Chemiosmotická hypotéza oxidativní fosforylace

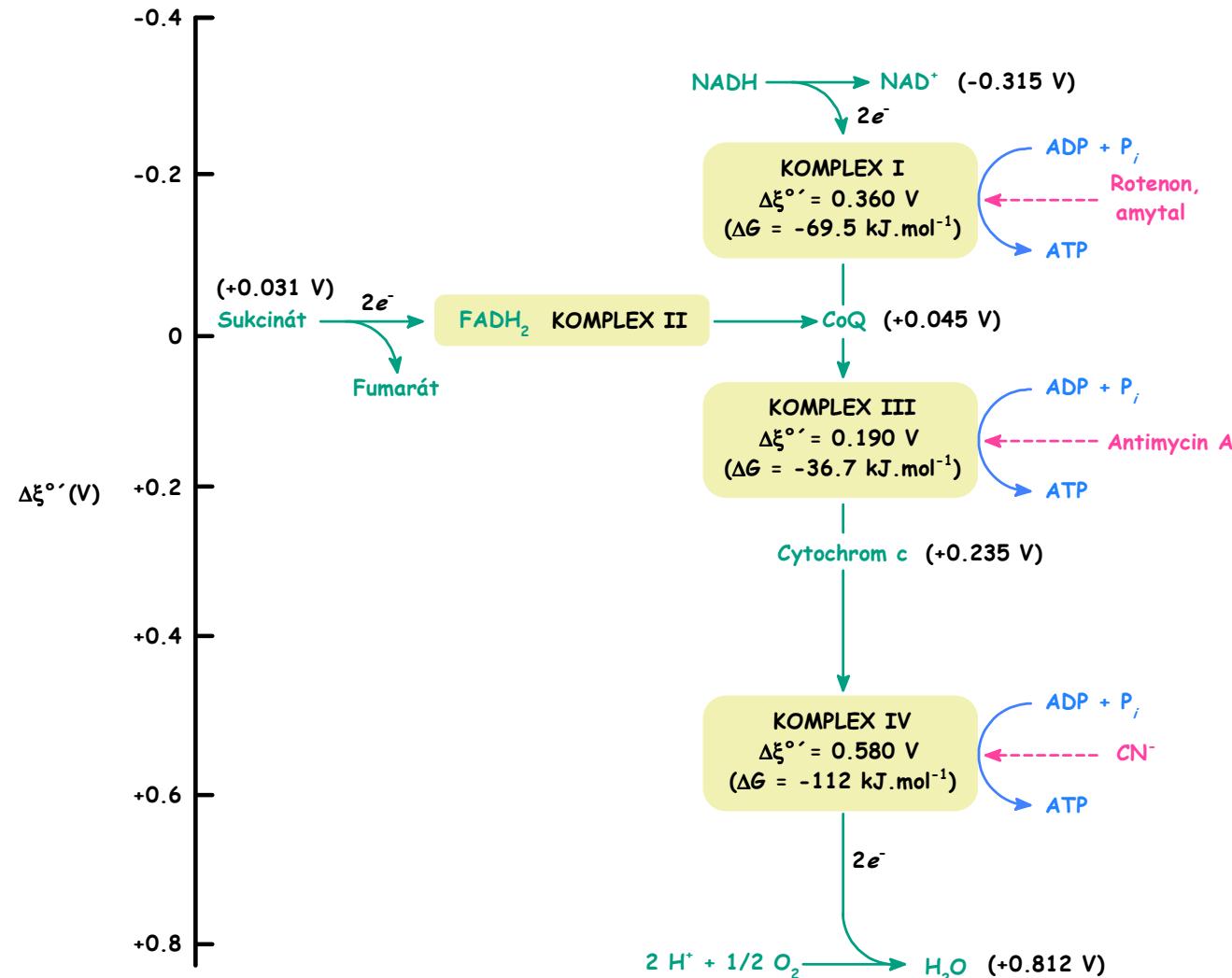
Mitchell, P., *Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism.*

*Nature* 191, 144-148 (1961).

Volná energie elektronového transportu je realizována pumpováním  $H^+$  z mitochondriální matrix do mezimembránového prostoru za tvorby **elektrochemického  $H^+$  gradientu** přes membránu. Elektrochemický gradient je posléze uplatněn při **syntéze ATP**. Tato volná energie se nazývá **protonmotivní síla**.



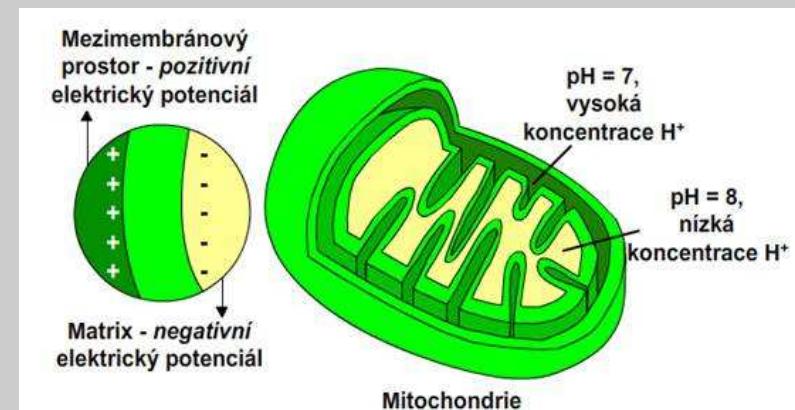
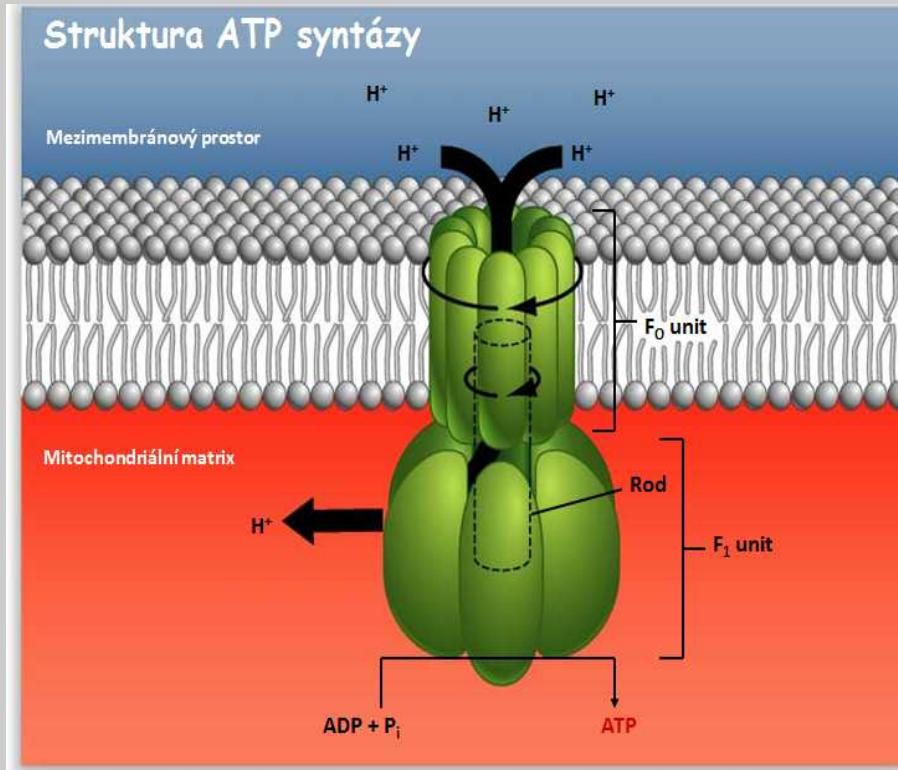
# Přehled elektronového transportu mitochondrie



# Komplexy sekvence elektronového transportu

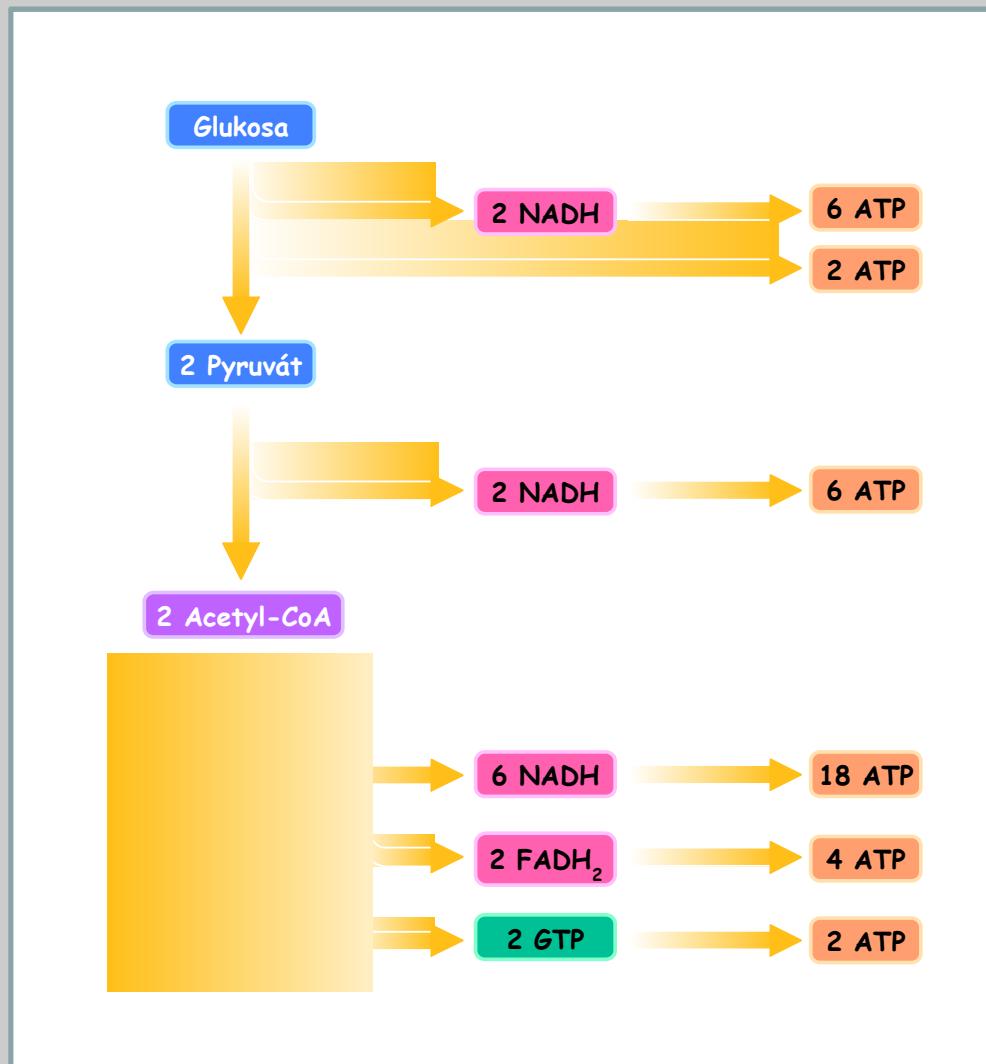
- Komplexy jsou řazeny podle vzrůstajícího redukčního potenciálu.
- **Komplex I:** Katalyzuje oxidaci NADH koenzymem Q (CoQ).  
 $NADH + CoQ \text{ (oxidovaný)} \rightarrow NAD^+ + CoQ \text{ (redukovaný)}$
- **Komplex III:** Katalyzuje oxidaci CoQ (red.) cytochromem c.  
 $CoQ \text{ (redukovaný)} + 2 \text{ cytochrom c (oxidovaný)} \rightarrow CoQ \text{ (oxidovaný)} + 2 \text{ cytochrom c (redukovaný)}$
- **Komplex IV:** Katalyzuje oxidaci redukovaného cytochromu c kyslíkem - terminálním akceptorem elektronů.  
 $2 \text{ cytochrom c (red.)} + \frac{1}{2} O_2 \rightarrow 2 \text{ cytochrom c (oxid.)} + H_2O$

# Syntéza ATP



Předpokládá se, že na vznik **jedné molekuly ATP** je zapotřebí zpětného přenosu **tří až čtyř protonů**. Tato syntéza ATP se nazývá oxidační fosforylace.

# Aerobní zisk ATP z glukosy



# Metabolické dráhy

Primární metabolismus

Metabolismus sacharidů

Glykolýza

Krebsův cyklus

Oxidativní fosforylace

Metabolismus lipidů

Oxidace mastných kyselin

Syntéza mastných kyselin

Fotosyntéza

Světelná fáze

Temnostní fáze

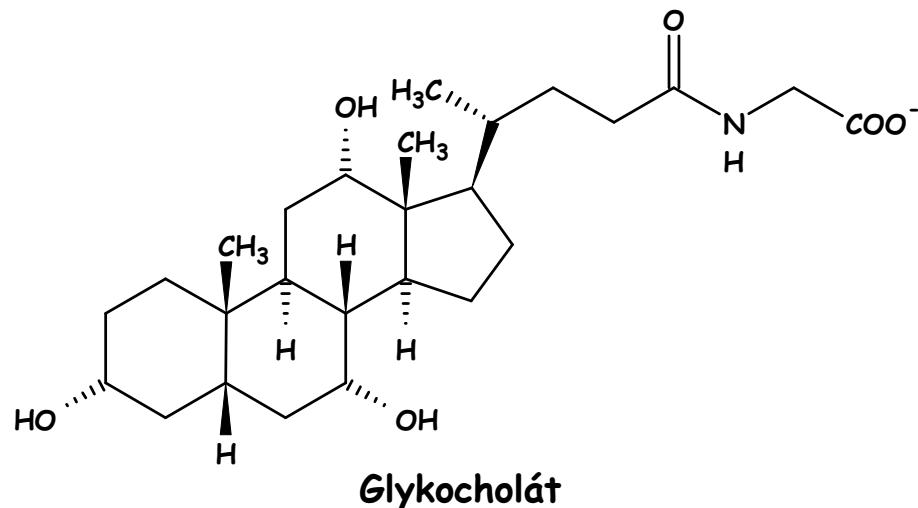
# Metabolismus lipidů

## Triacylglyceroly

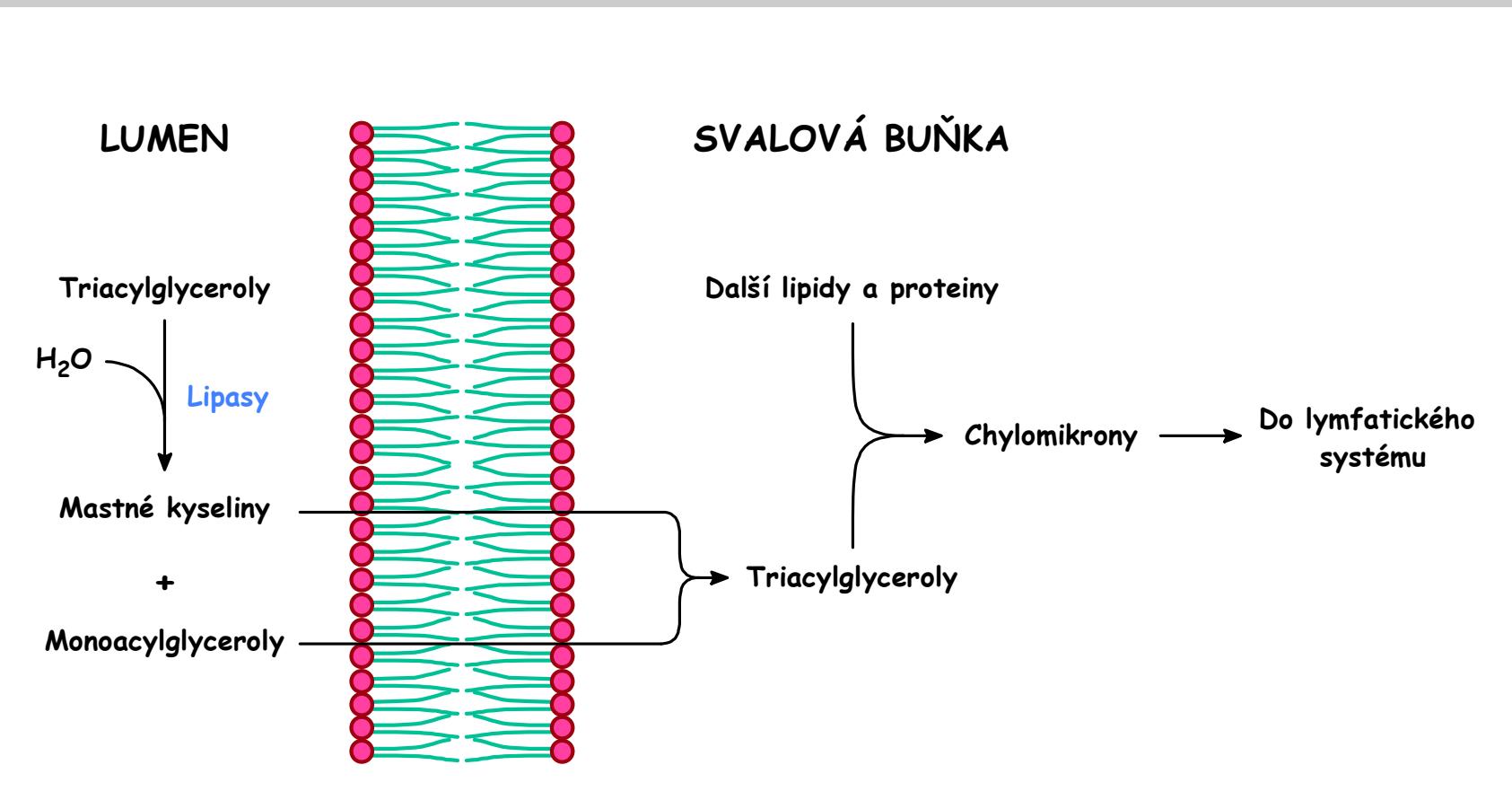
- Skladují velké množství metabolické energie.
- Kompletní oxidací 1g mastné kyseliny 38 kJ energie  
1g sacharidů nebo proteinů pouze 17 kJ.
- 1g tuku skladuje 6 x více energie než 1 g hydratovaného glykogenu.
- Zásoby glykogenu a glukosy vystačí zásobovat organismus energií jeden den, proti tomu zásoby triacylglyceroly vystačí na týdny.
- U savců je hlavním místem akumulace triacylglycerolů cytoplasma adiposních buněk (tukových buněk).

# Triacylglyceroly z potravy

- **Triacylglyceroly** ze střevní sliznice jsou z důvodu nerozpustnosti převáděny na **micely** za účasti **žlučových kyselin**. Žlučové kyseliny jsou amfipatické (obsahují polární i nepolární části), jsou syntetizovány v játrech a uvolňovány ze žlučníku.
  - Žlučové kyseliny obalí triacylglyceroly a usnadní tak funkci hydrolytickým lipasám.



# Tvorba chylomikronů



# Metabolické dráhy

Primární metabolismus

Metabolismus sacharidů

Glykolýza

Krebsův cyklus

Oxidativní fosforylace

Metabolismus lipidů

Oxidace mastných kyselin

Syntéza mastných kyselin

Fotosyntéza

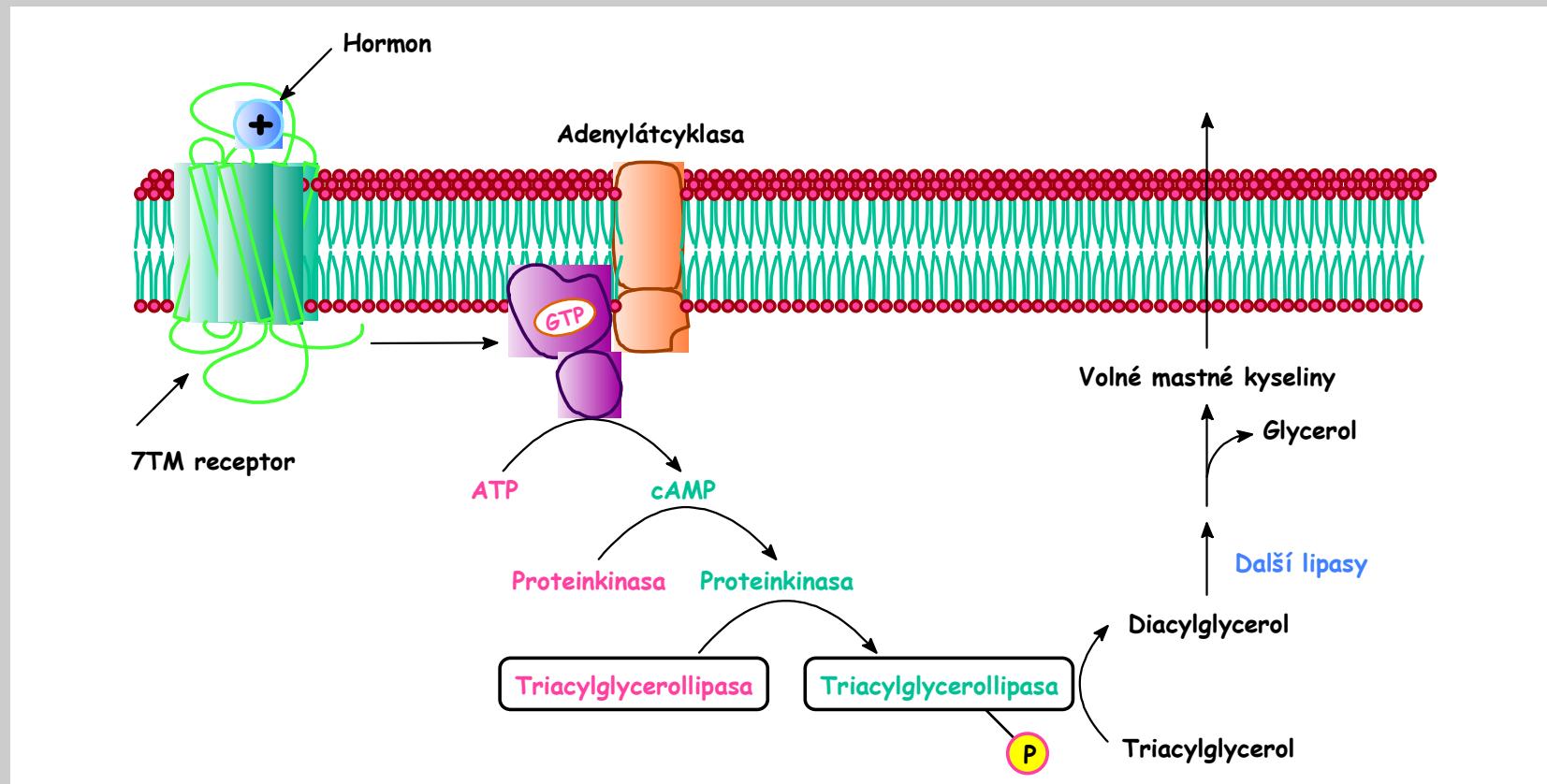
Světelná fáze

Temnostní fáze

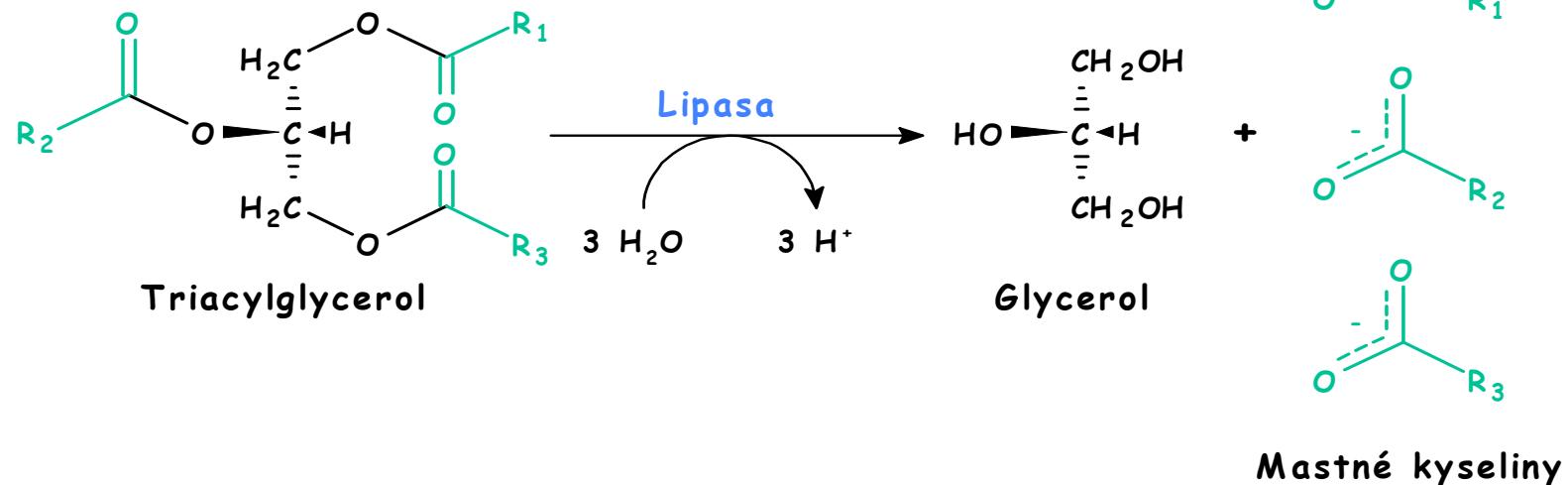
# Katabolismus lipidů

# Hormonální regulace hydrolyzy triacylglycerolů

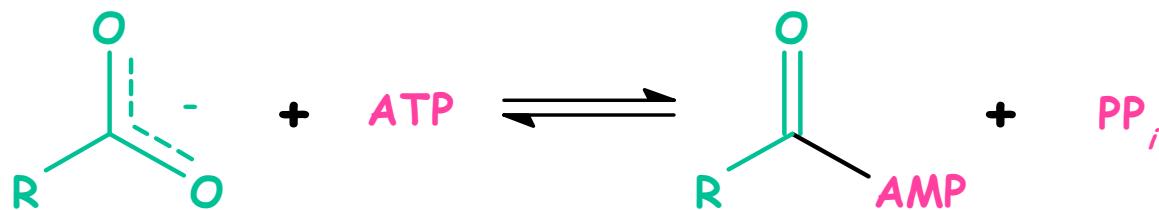
Lipasy adiposních buněk jsou aktivovány adrenalinem, (nor...), glukagonem a ACTH. Insulin má inhibiční efekt na hydrolyzu triacylglycerolů.



Lipolýzou uvolněné mastné kyseliny se váží na sérový **albumin**, který slouží jako jejich nosič do tkání. **Glycerol** se absorbuje v játrech.

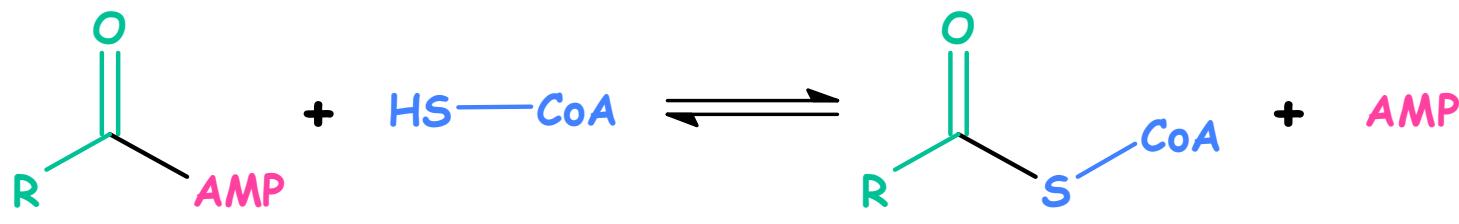


# Aktivace mastných kyselin



Mastná kyselina

Acyladenylát



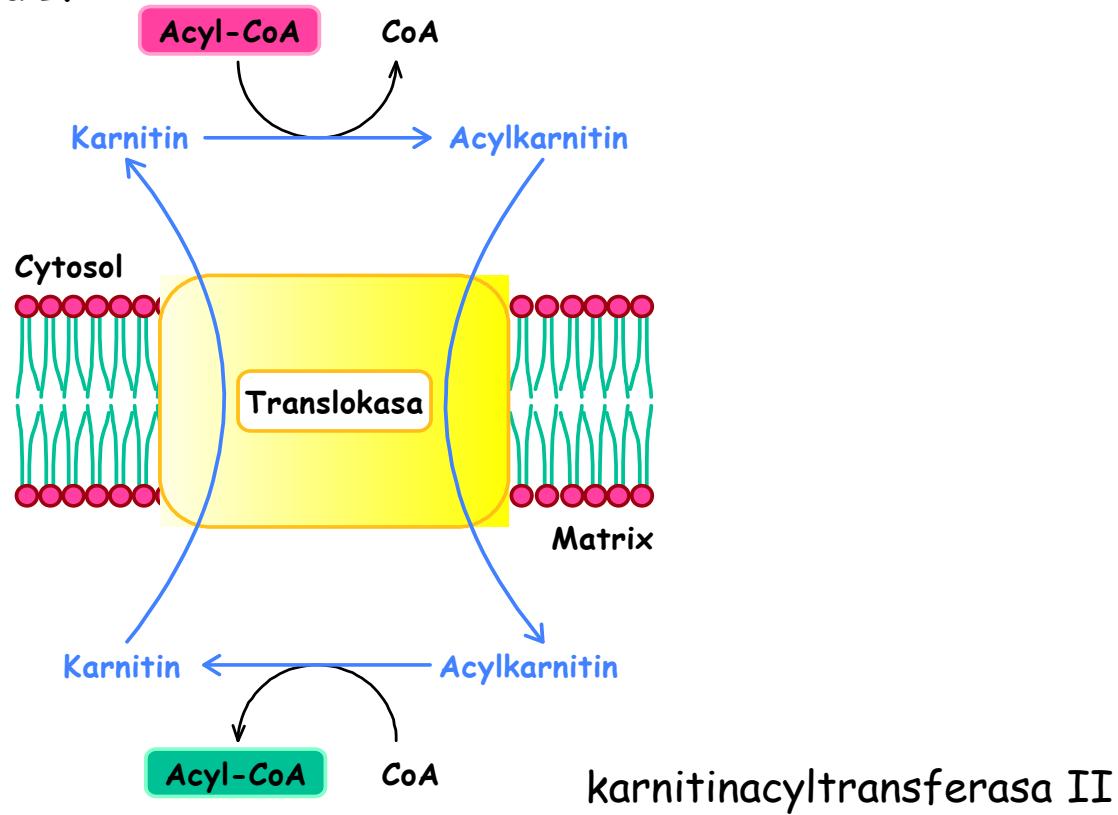
Acyladenylát

Acyl-CoA

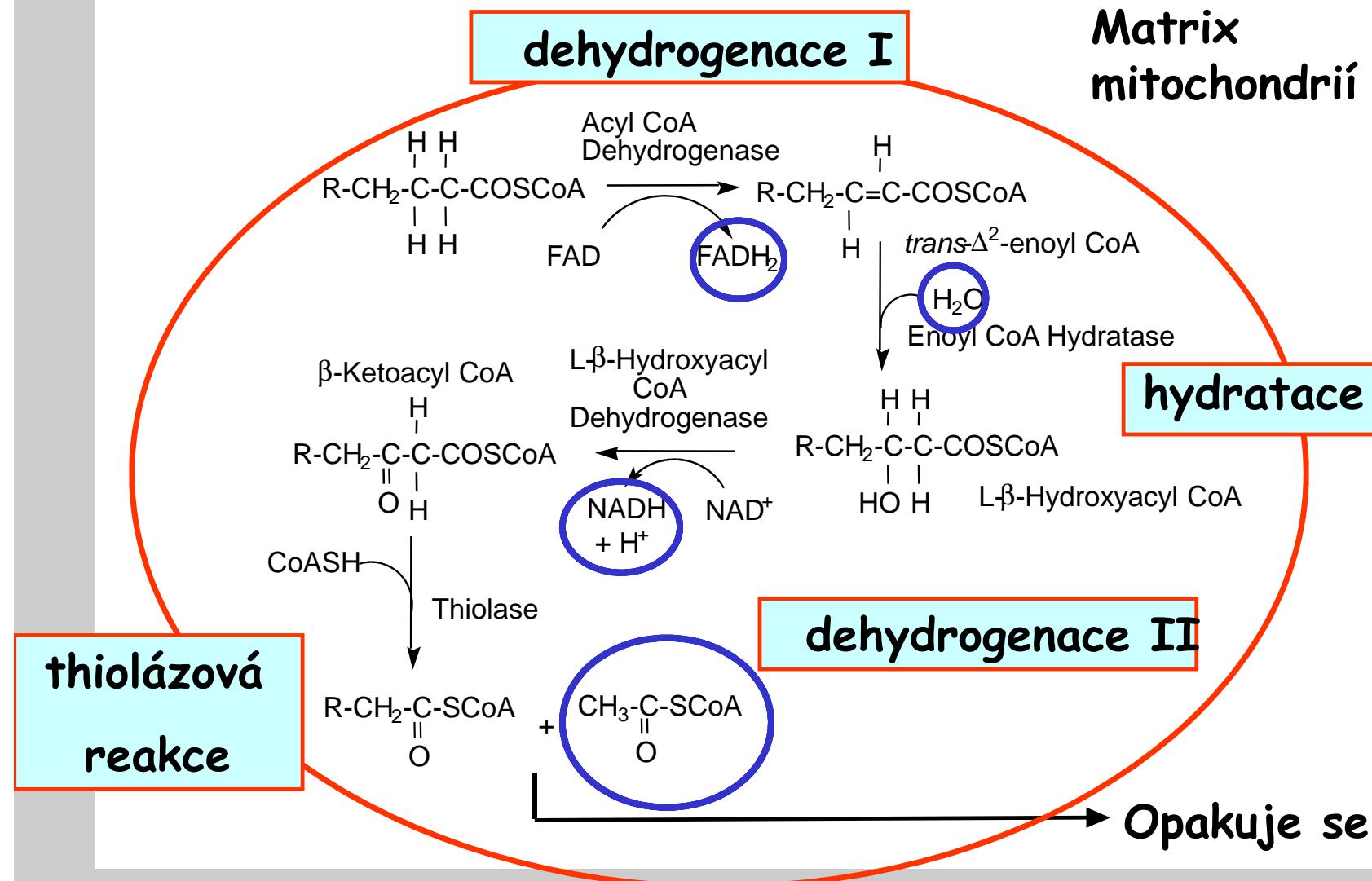
Na vnější membráně mitochondrie jsou mastné kyseliny aktivovány za katalýzy acylCoA synthetasy .

# Transport aktivované mastné kyseliny do matrix mitochondrie

karnitinacyltransferasa I.



# Reakční sekvence beta-oxidace



## Výtěžek kompletní oxidace palmitátu



V dýchacím řetězci se získá z jednoho NADH asi 3 ATP  
a z jednoho FADH<sub>2</sub> asi 2 ATP.

Sečteno:

$$7 \times \text{FADH}_2 = 14 \text{ ATP}$$

$$7 \times \text{NADH} = 21 \text{ ATP}$$

Oxidace 8 acetyl CoA v citrátovém cyklu = 88 ATP

Součet : 118 ATP

Spotřeba na aktivaci mastné kyseliny: 2 ATP

Konečný součet : 116 ATP

# Metabolické dráhy

Primární metabolismus

Metabolismus sacharidů

Glykolýza

Krebsův cyklus

Oxidativní fosforylace

Metabolismus lipidů

Oxidace mastných kyselin

Syntéza mastných kyselin

Fotosyntéza

Světelná fáze

Temnostní fáze

Anabolismus lipidů

Klíčovým krokem syntézy mastných kyselin je tvorba malonyl CoA

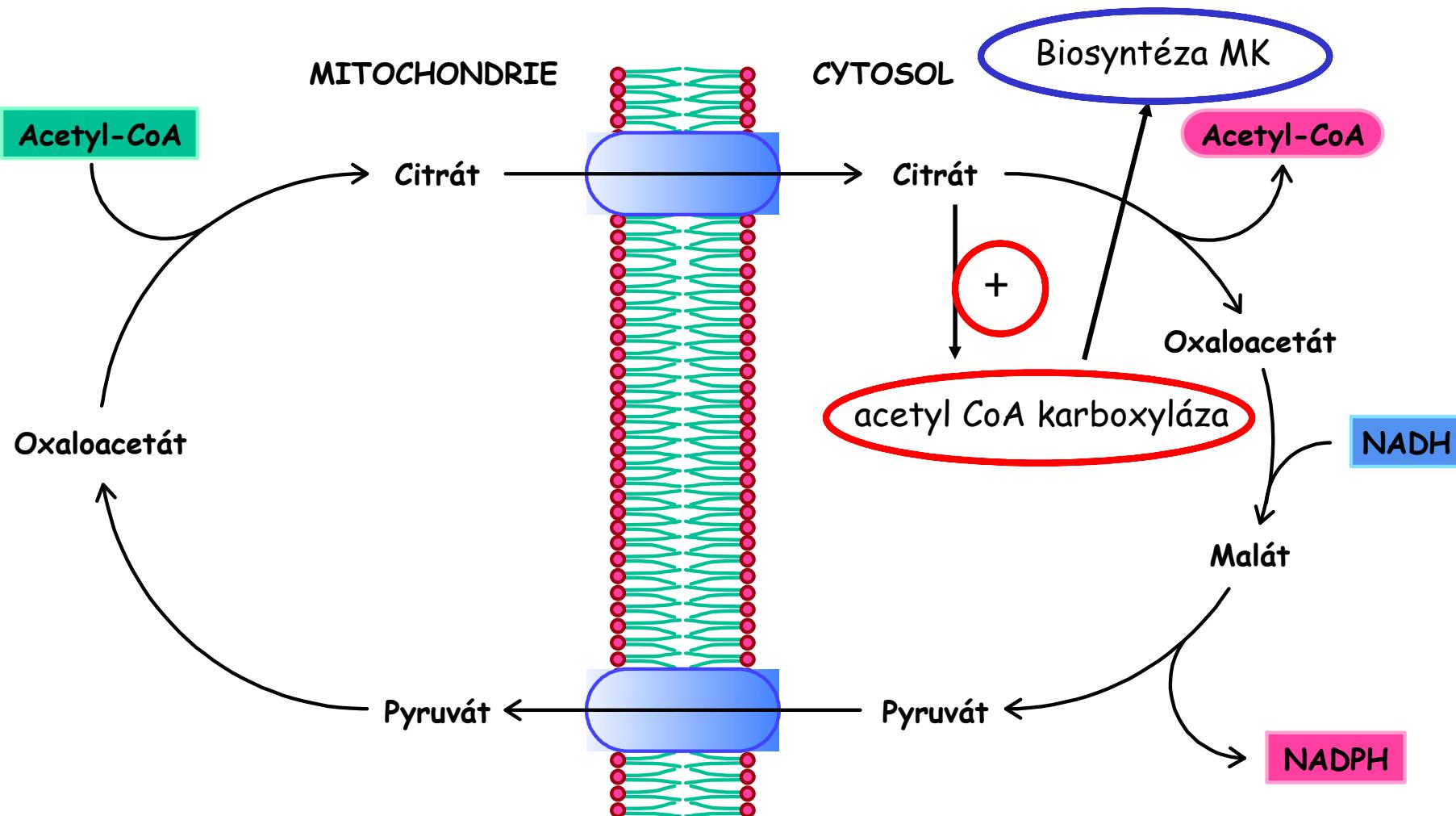


Katalyzuje acetyl CoA karboxylasa (obsahuje biotin) a je allostericky aktivována nadbytkem citrátu, naopak je inhibována nadbytkem Acetyl CoA, které nejsou dostatečně rychle esterifikovány.

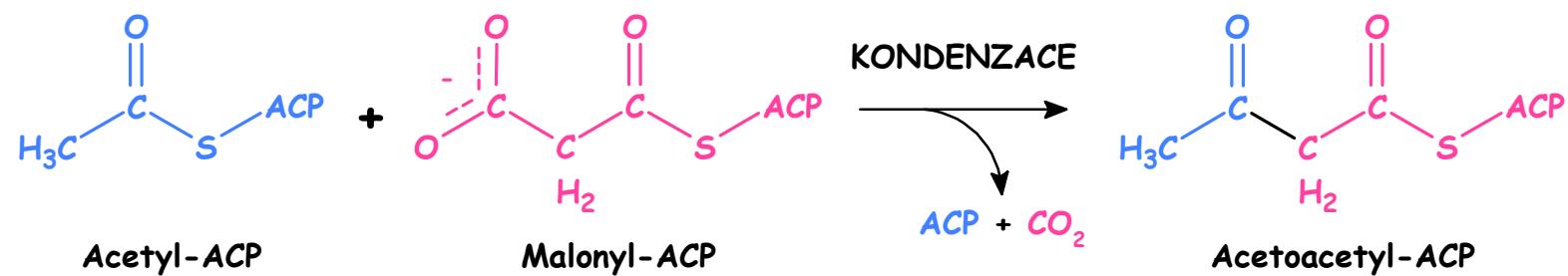
Dva kroky katalýzy.

Multienzymový komplex - acetyl CoA karboxyláza  
Acyl přenášející protein ACP-SH

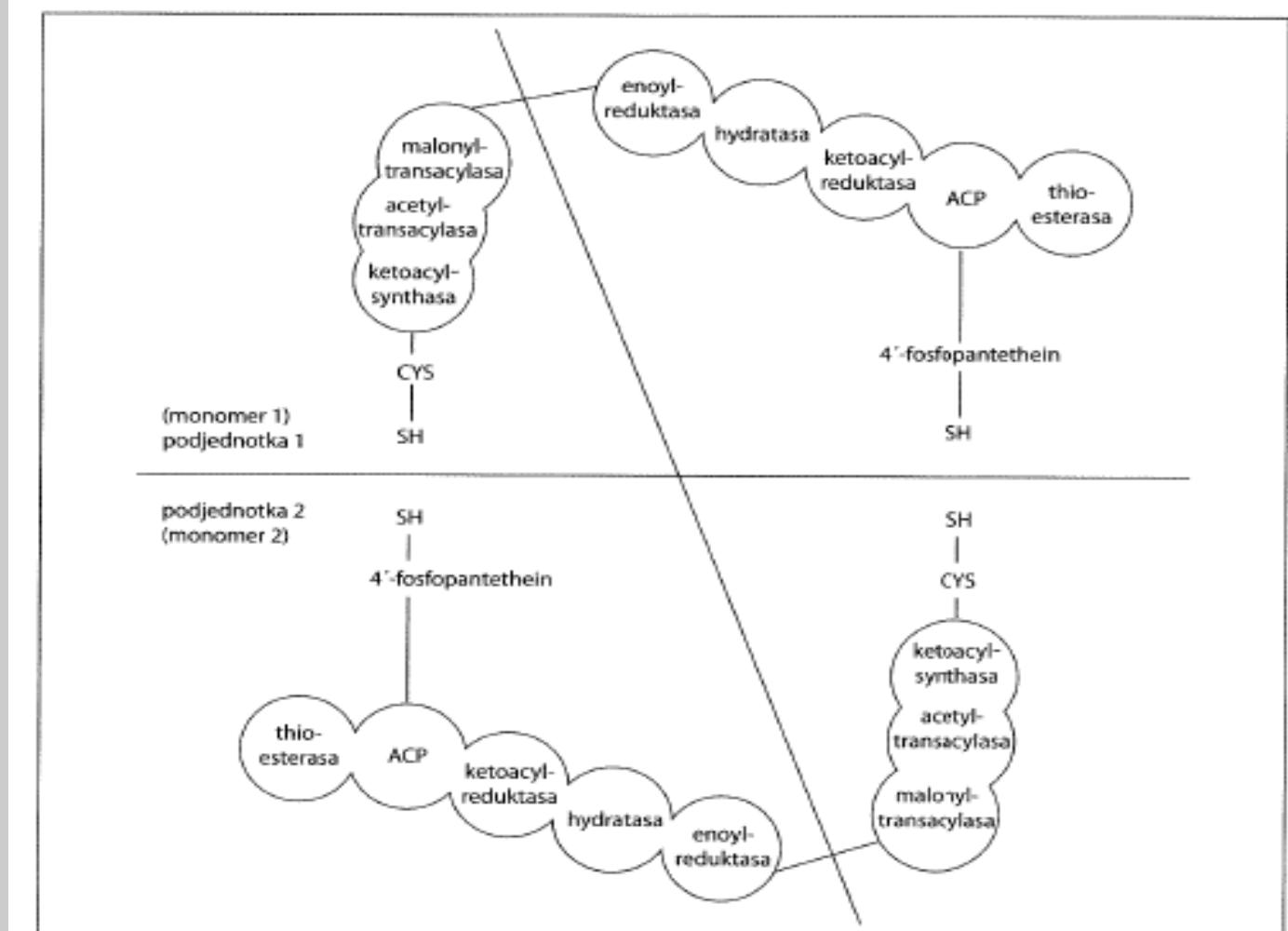
# Transfer acetylCoA do cytosolu



## Kondenzace - zjednodušeně

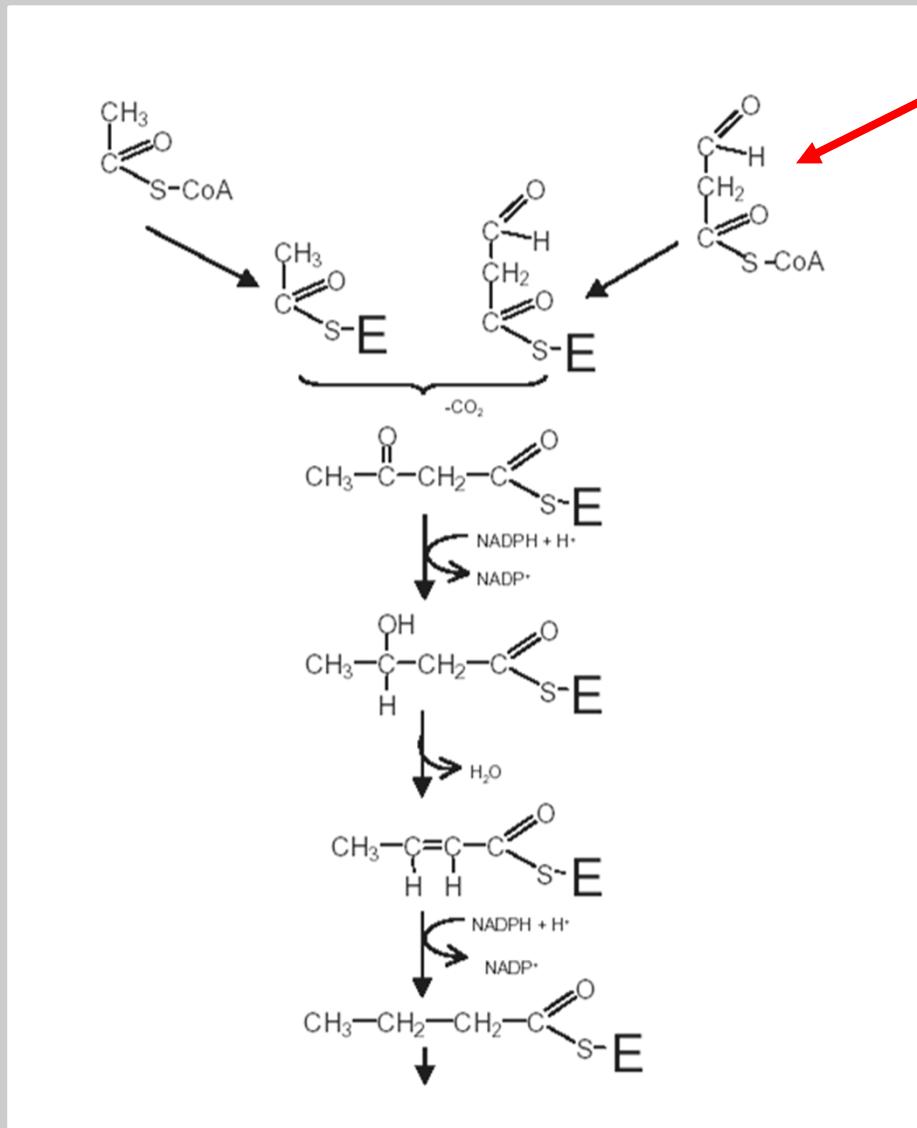


# Synthasa MK

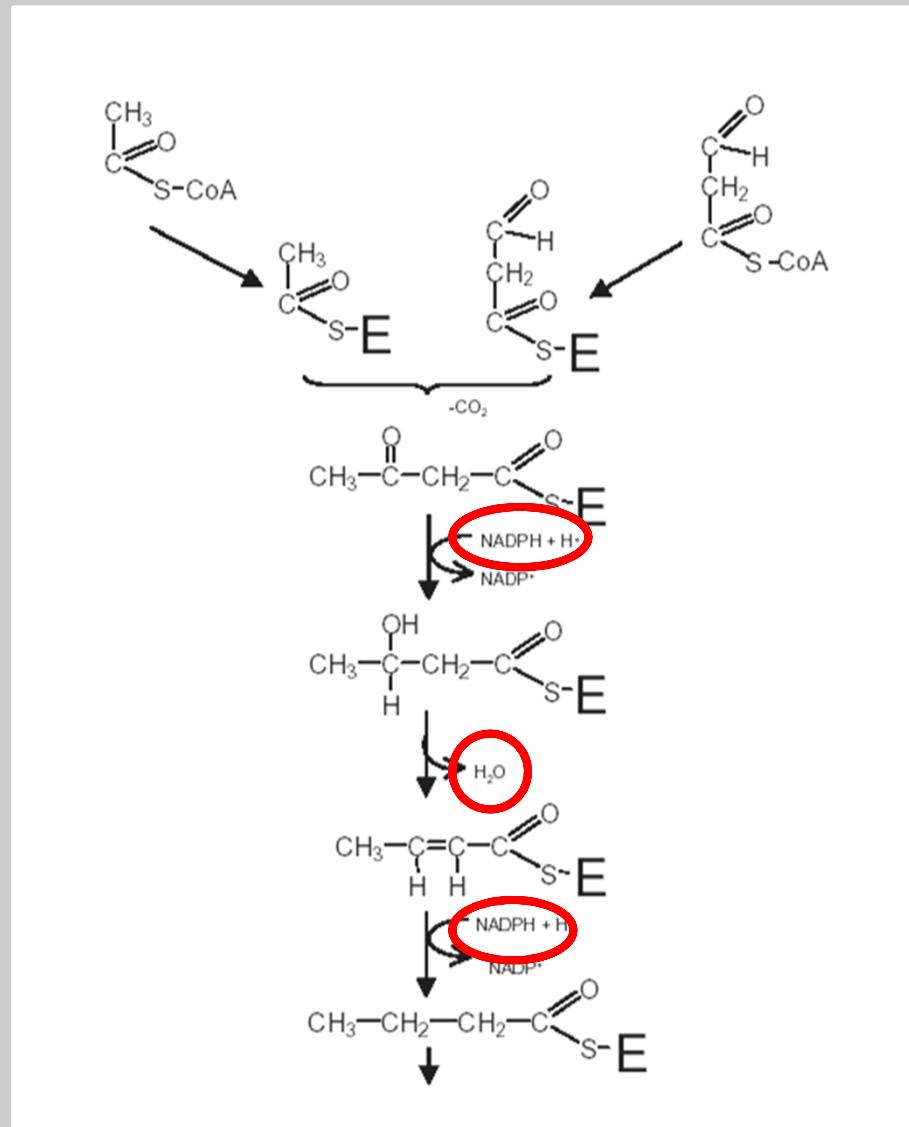


Obr. 9.4.1.2. Synthasa mastných kyselin (upraveno podle Murray K, et al. Harper's Illustrated Biochemistry. 26<sup>th</sup> ed. New York: McGraw-Hill 2003)

## Biosyntéza mastných kyselin



# Biosyntéza mastných kyselin



Kondenzace

Redukce I.

Dehydratace

Redukce II.

## Rozdíly mezi odbouráváním a syntézou mastných kyselin

1. Syntéza mastných kyselin probíhá v cytoplasmě, odbourávání v matrix mitochondrií.
2. Meziprodukty syntézy mastných kyselin jsou kovalentně vázány na sulfhydrylové skupiny ACP (acyl carrier protein), kdežto meziprodukty degradace jsou vázány na SH skupinu CoA.
3. Enzymy syntézy vytvářejí polypeptidový řetězec (synthasa mastných kyselin). Enzymy degradace jsou umístěny volně v matrix.
4. Řetězec mastných kyselin se prodlužuje o dva uhlíky z acetyl CoA. Aktivovaným donorem dvou uhlíků je malonyl CoA a prodlužování řetězce je poháněno odštěpováním  $CO_2$ .
5. Redukčním činidlem při syntéze je NADPH, oxidačními činidly při degradaci jsou  $FAD^+$  a  $NAD^+$ .
6. Prodlužování řetězce na synthase mastných kyselin končí tvorbou palmitátu ( $C_{16}$ ). Další prodlužování řetězce a tvorba nenasycených kyselin probíhá na jiných enzymech.

## Živočichové nedokáží převést mastné kyseliny na glukosu !!!

- Proč ?
- Acetyl-CoA nemůže být převeden na pyruvát nebo oxaloacetát, neboť vstupuje do citrátového cyklu a oba uhlíky se v jeho průběhu odštěpí jako  $\text{CO}_2$ .
- Rostliny mají další dva enzymy v tzv. **glyoxylátovém cyklu** a jsou schopné převést acetyl CoA na oxaloacetát.

# Regulace metabolismu mastných kyselin

- Syntéza mastných kyselin probíhá za situace, kdy je dostatek sacharidů a energie a nedostatek mastných kyselin.
- Ústřední klíčovou roli hraje acetyl CoA karboxylasa.
- Karboxylasa je pod kontrolou adrenalinu, glukagonu a insulinu.
- Insulin stimuluje syntézu mastných kyselin aktivací karboxylasy, glukagon a adrenalin mají opačný účinek.
- Citrát, znak dostatku stavebních jednotek a energie, aktivuje karboxylasu.
- Palmitoyl CoA a AMP, naopak, inhibují karboxylasu.

# Metabolické dráhy

Primární metabolismus

Metabolismus sacharidů

Glykolýza

Krebsův cyklus

Oxidativní fosforylace

Metabolismus lipidů

Oxidace mastných kyselin

Syntéza mastných kyselin

Fotosyntéza

Světelná fáze

Temnostní fáze

# Metabolické dráhy

Primární metabolismus

Metabolismus sacharidů

Glykolýza

Krebsův cyklus

Oxidativní fosforylace

Metabolismus lipidů

Oxidace mastných kyselin

Syntéza mastných kyselin

Fotosyntéza

Světelná fáze

Temnostní fáze

# Fotosyntéza

**Chloroplasty**

**Světlo absorbující pigmenty**

**Světelná reakce**

**$C_3$  rostliny (Calvinův - Bensonův cyklus)**

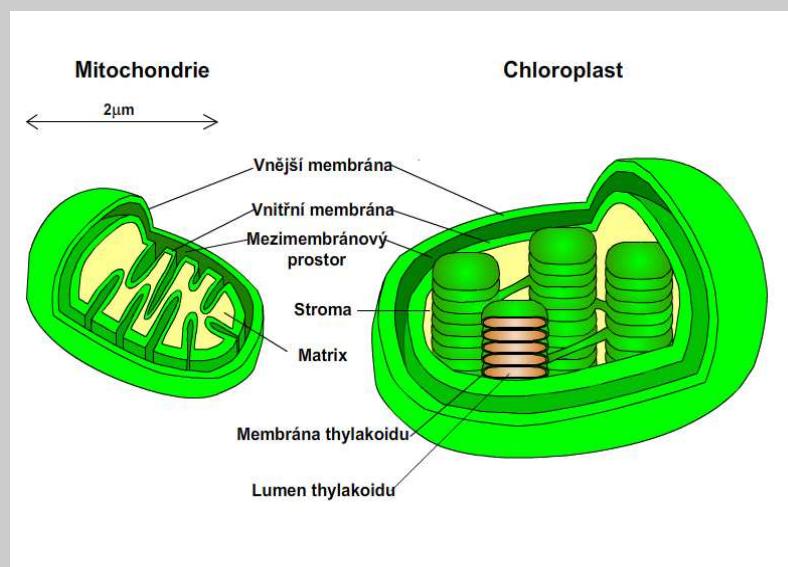
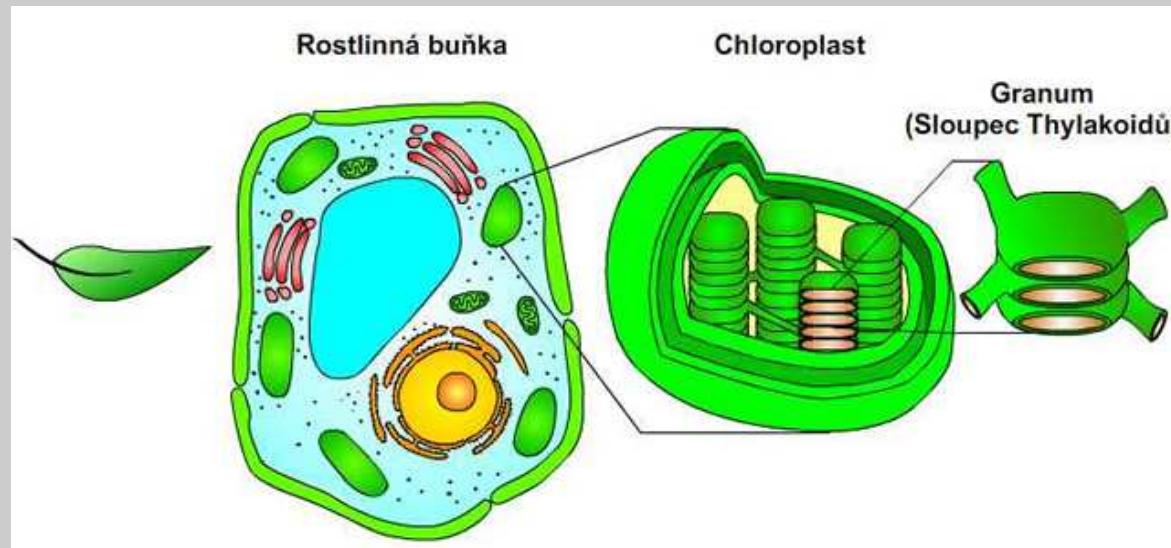
**Fotorespirace**

**$C_4$  rostliny (Hatch-Slackův cyklus)**

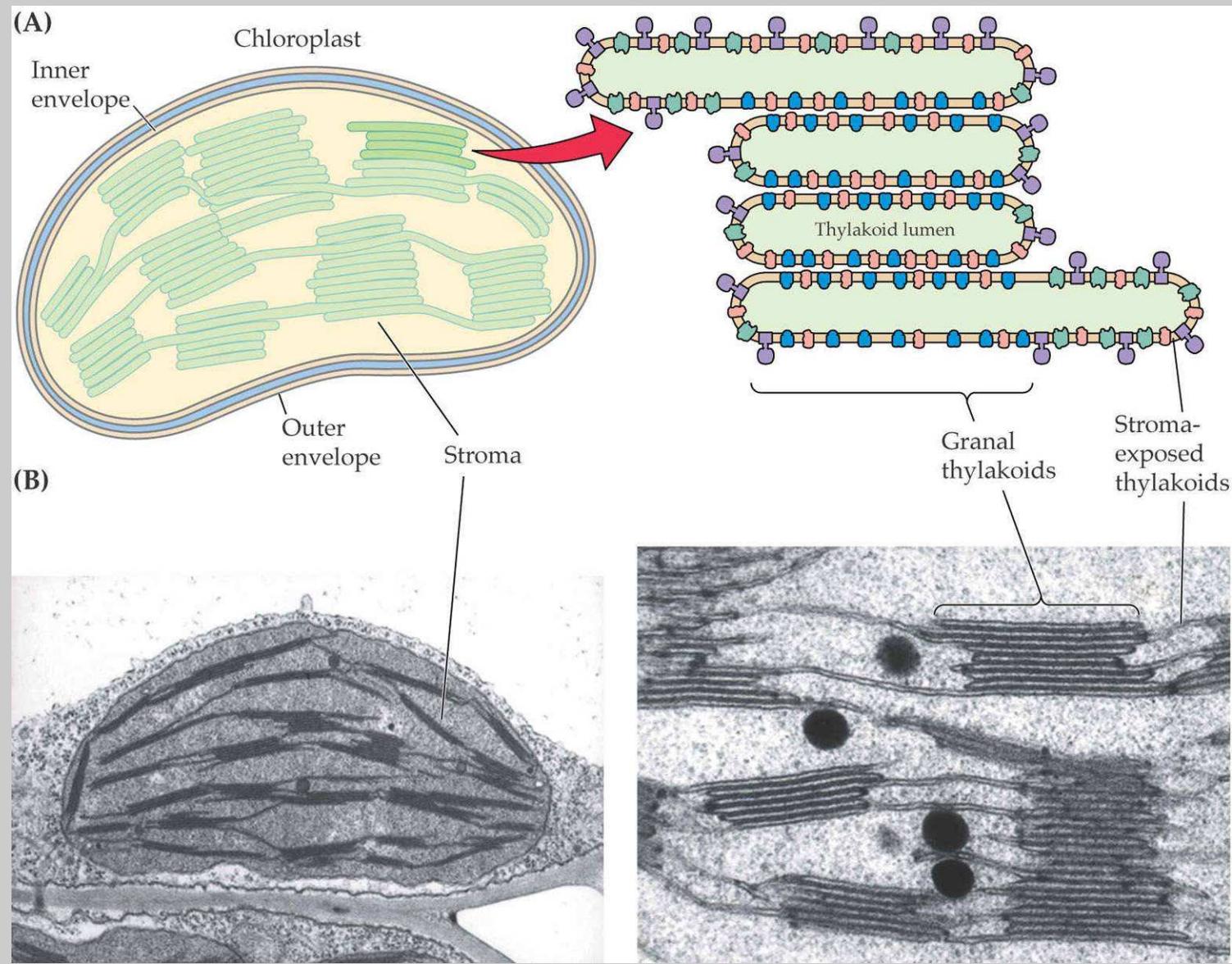
**CAM rostliny**

# Chloroplast

# Složení chloroplastu a mitochondrie

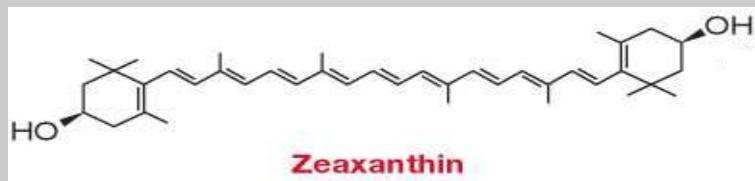
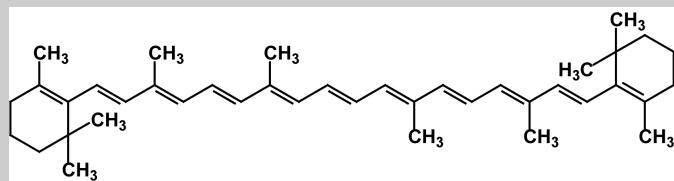
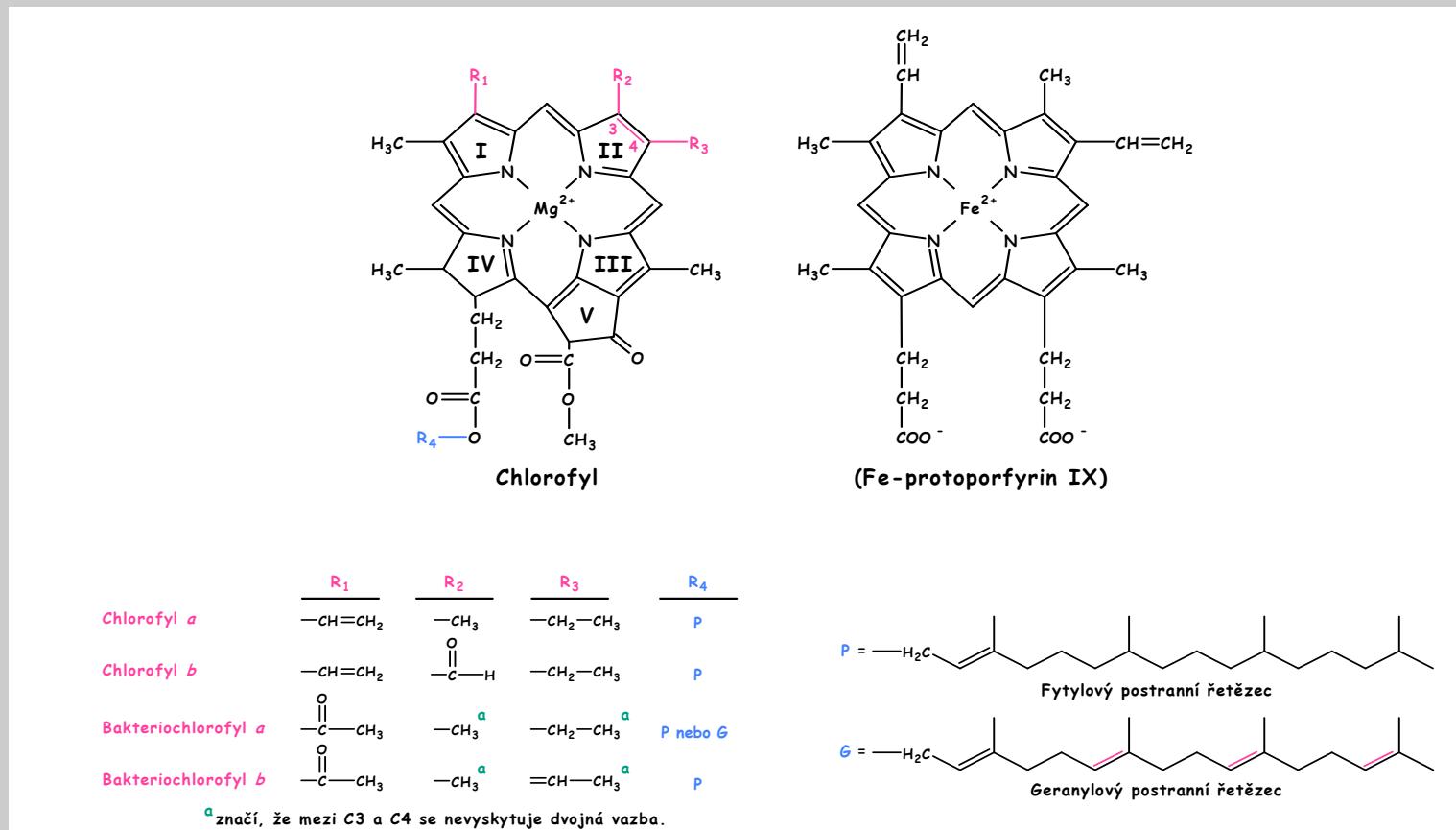


# Chloroplast - fotosyntetická organela eukaryot

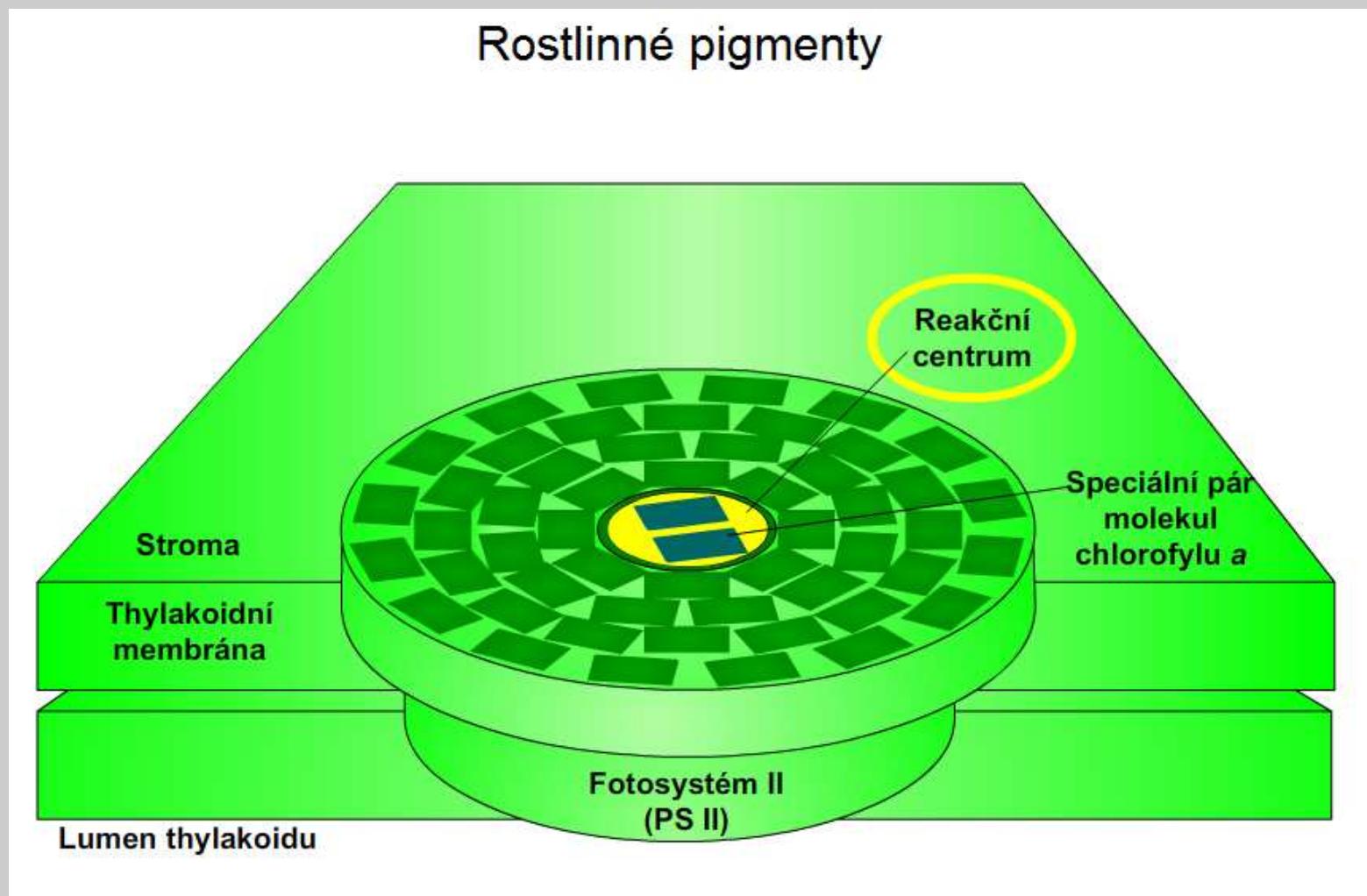


# Pigmenty a antény

# Struktury chlorofylů, xantofylů a karotenoidů



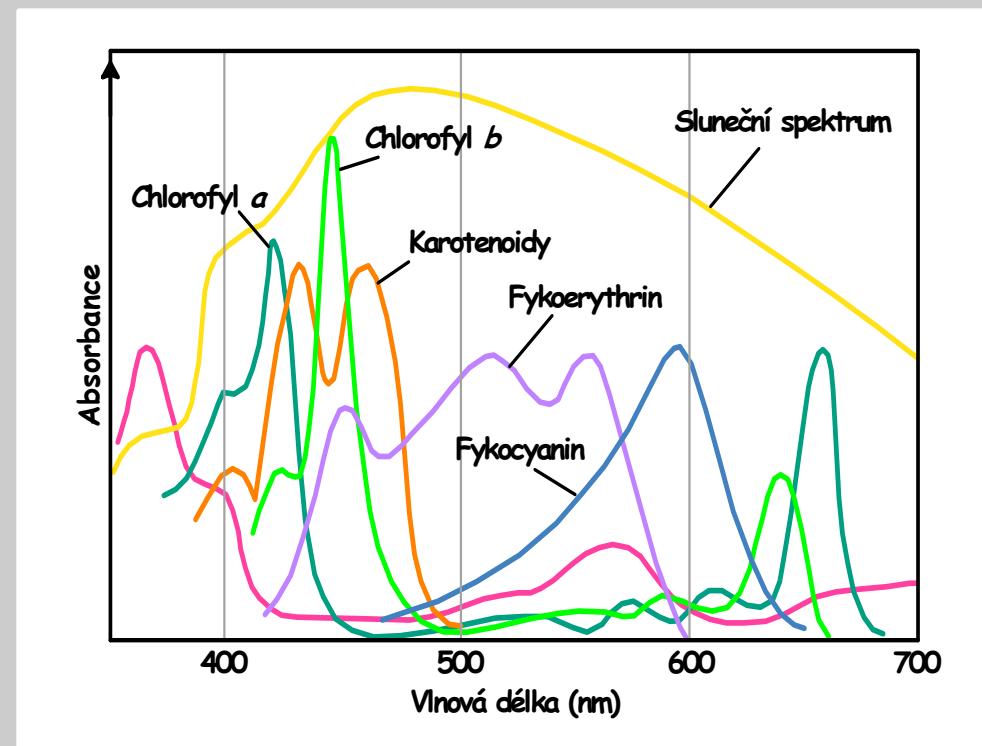
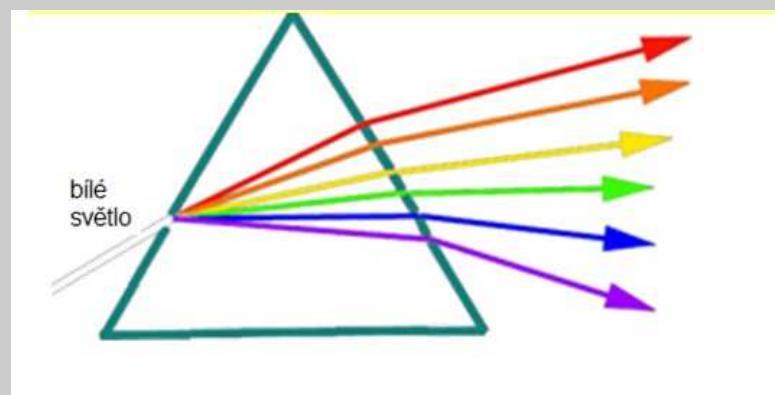
# Model reakčního centra



Rostlina je zelená díky chlorofylu.

Ale proč je chlorofyl zelený?

## Absorpční spektra různých fotosyntetických pigmentů.



# Primární procesy fotosyntézy

Procesy spojené s absorbcí a přeměnou světelné energie v energii chemickou

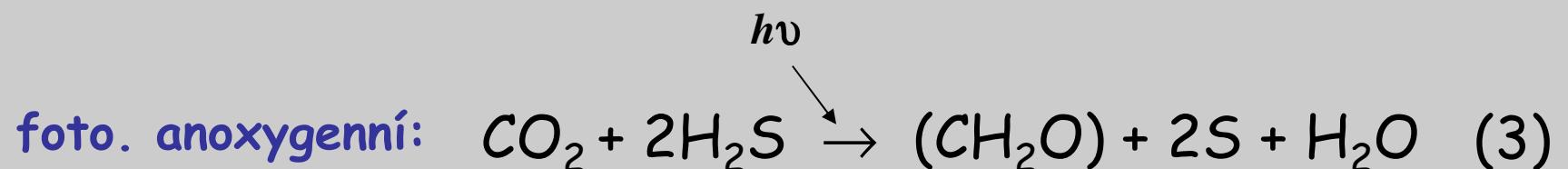
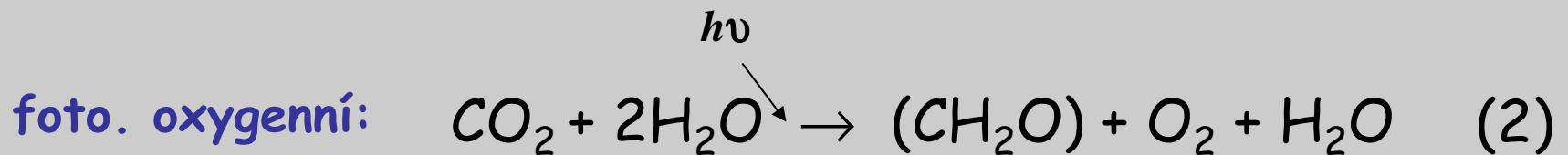
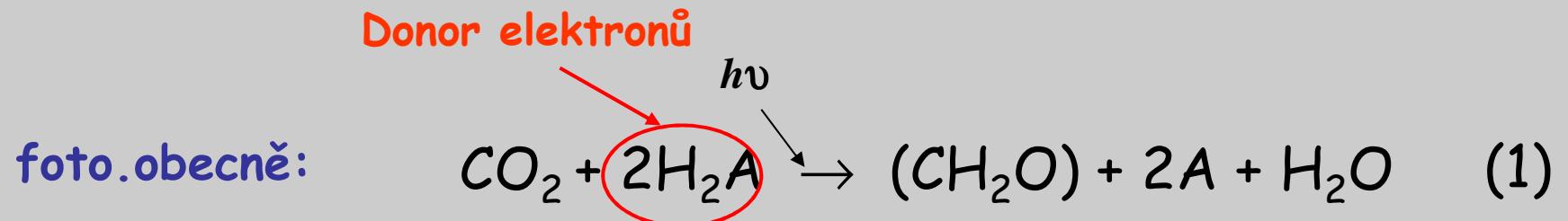
Procesy: Fotolýza vody

Cyklický a necyklický transport e<sup>-</sup>

# Sekundární procesy fotosyntézy

Fixace CO<sub>2</sub> a jeho následná redukce na cukr

# Přehled fotosyntézy - souhrnná reakce



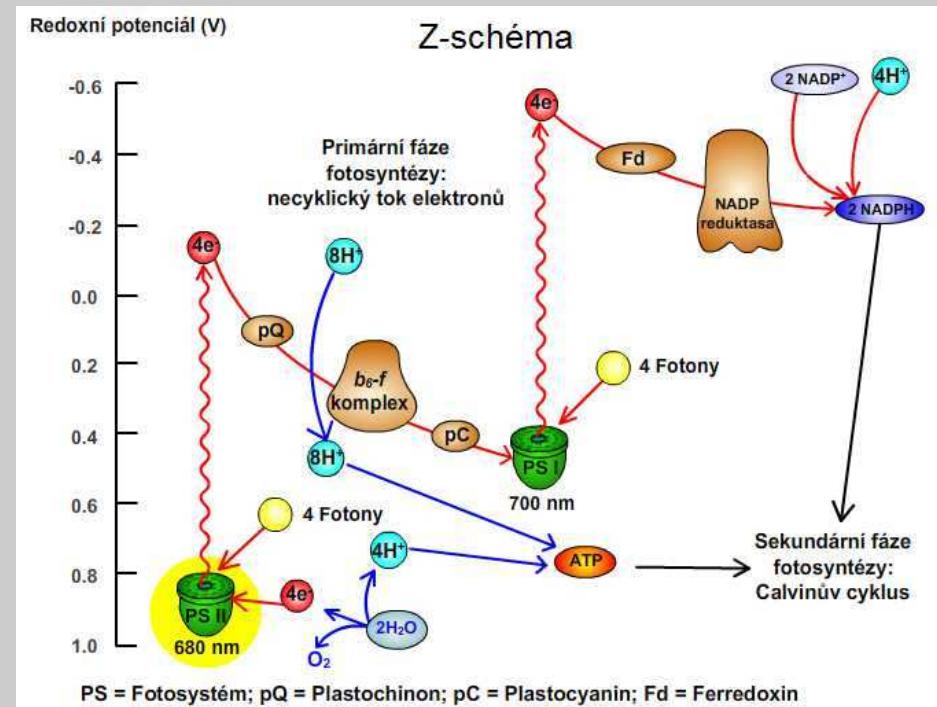
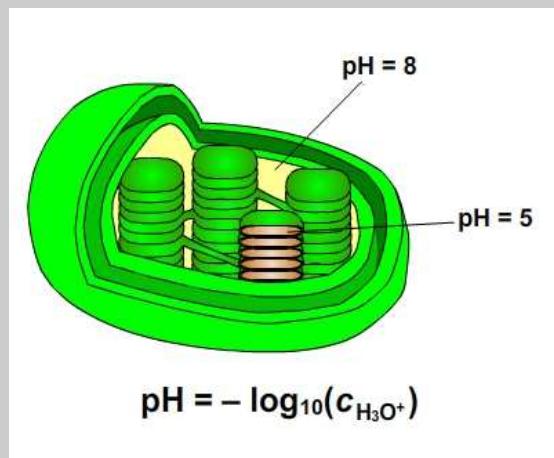
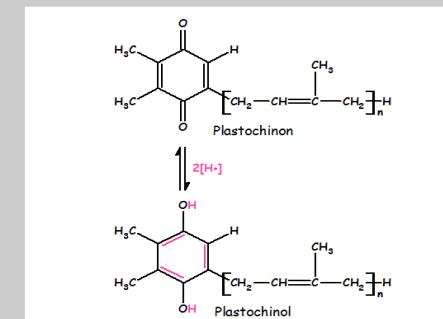
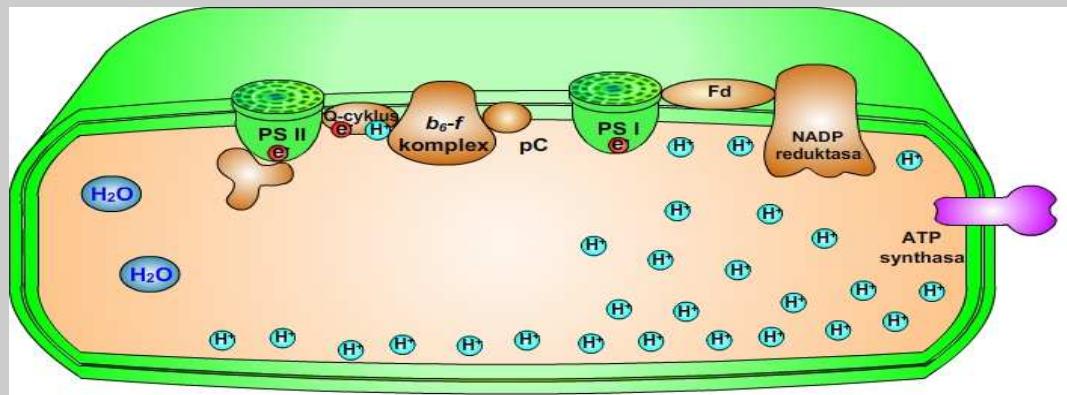
# Primární procesy fotosyntézy

Realizovány dvěma fotosystémy, které se vzájemně liší složením pigmentů

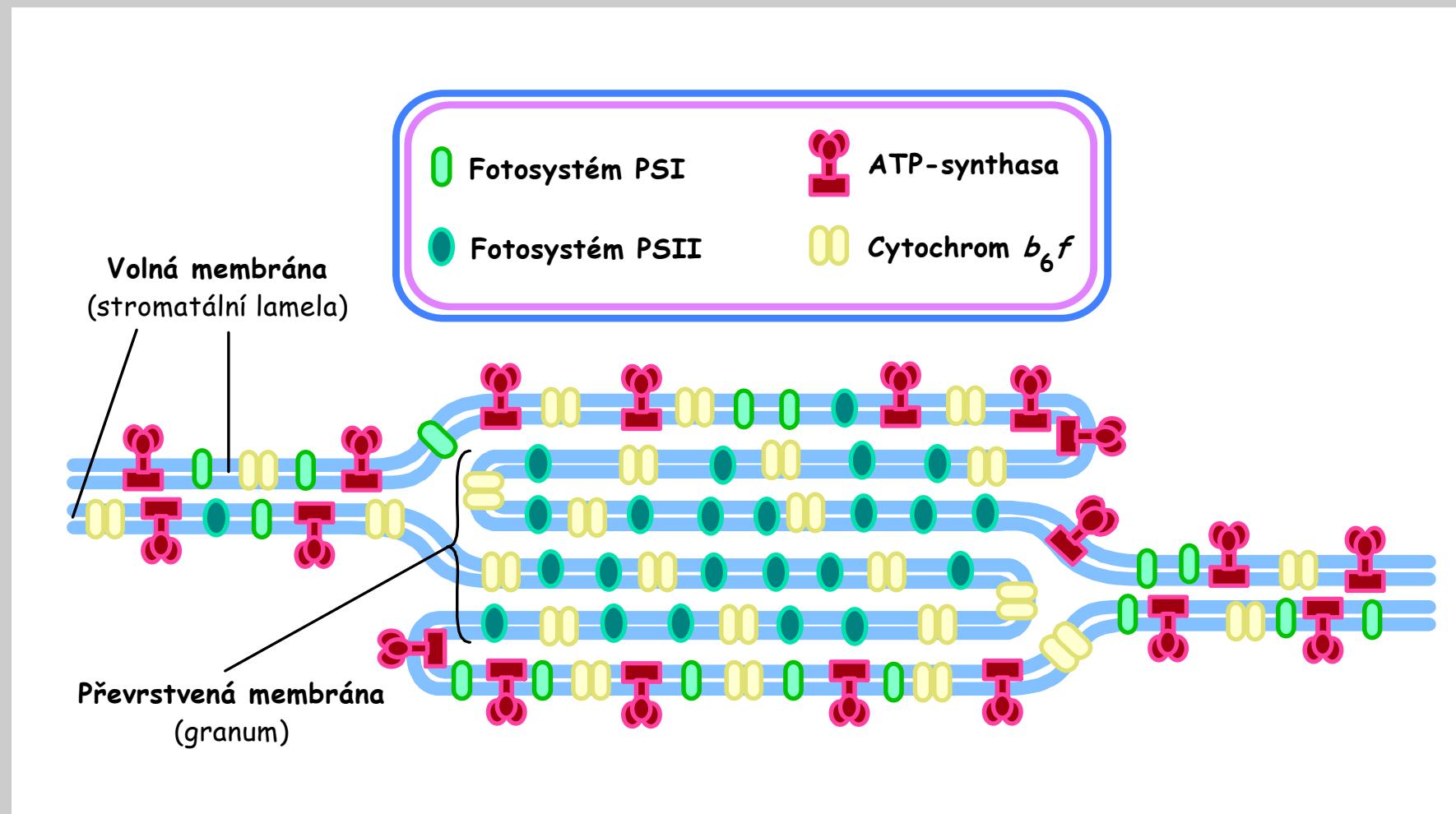
**Fotosystém I:** absorbce dlouhovlnějšího záření v červené oblasti **700 nm**, obsahuje karotenoidy, fykobiliny, chlorofyl a, chlorofyl b

**Fotosystém II:** absorbuje krátkovlnější oblast záření **680 nm**, obsahuje xantofily, karotenoidy, fykobiliny, chlorofyl a, chlorofyl b

## Schéma přenosu elektronů v thylakoidní membráně a Z schéma



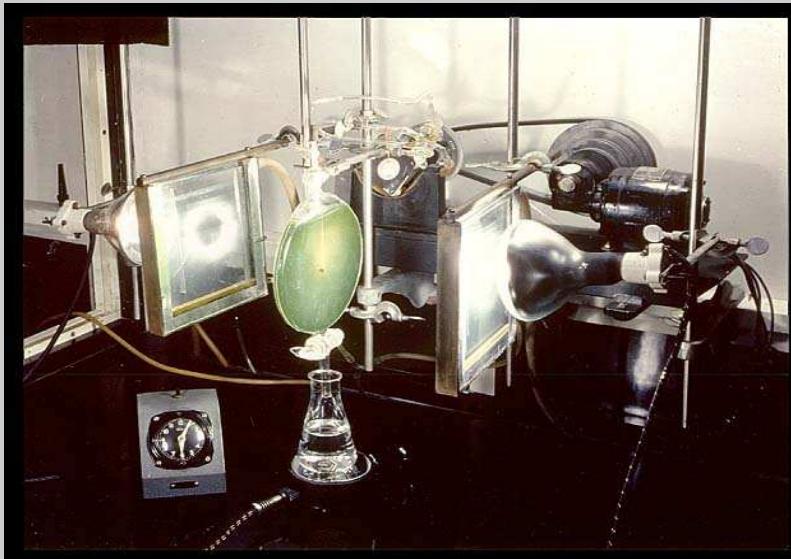
# Lokalizace systémů PSII, PSI, cytochromu $b_6f$ a ATP-synthasy na thylakoidech



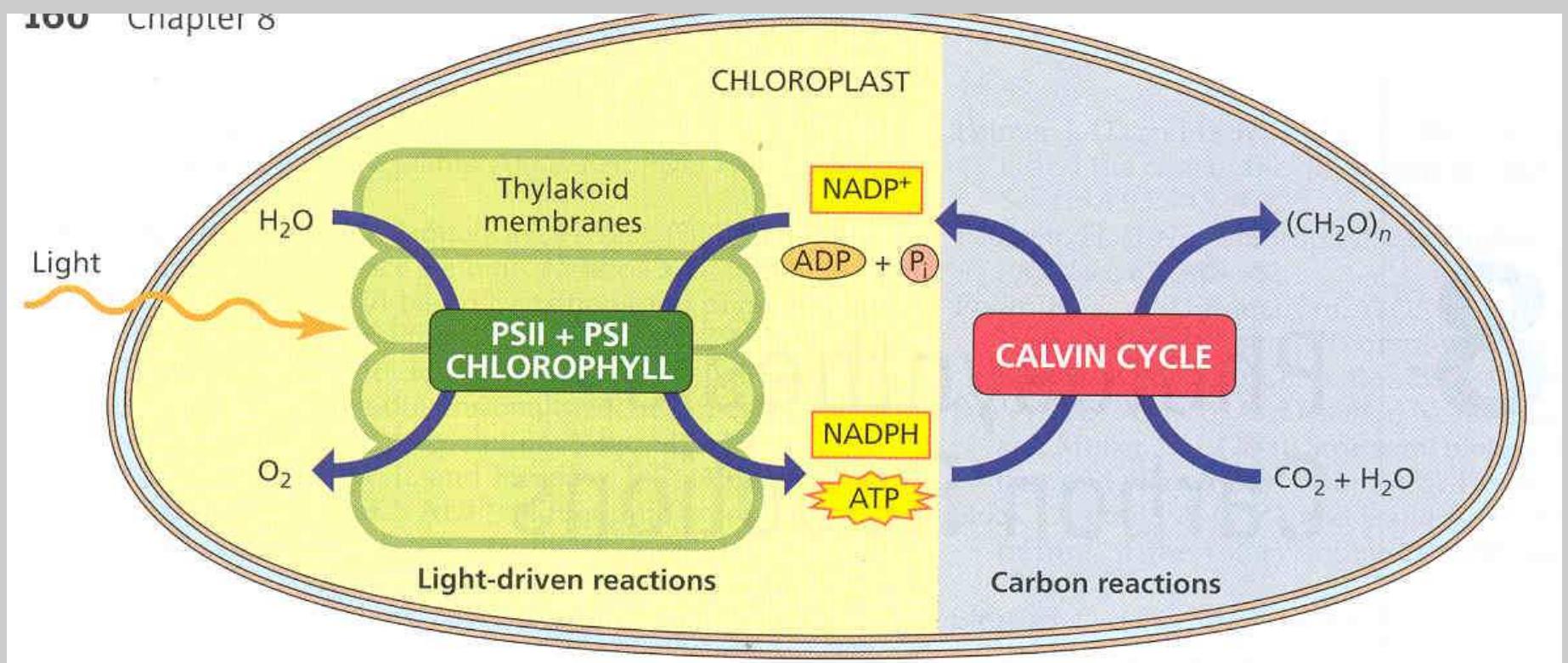
# Z-schéma světelné fáze fotosyntézy

- Elektrony mohou dosáhnout na ferredoxin-NADP+ reduktasu (FNR), která katalyzuje redukci NADP+.
- Oxidace vody a tok elektronů přes Q cyklus generuje transmembránový protonový gradient s vyšší koncentrací protonů na straně thylakoidní dutiny (lumen - uvnitř). Energie gradientu se uplatňuje při tvorbě ATP.
- Různé prosthetické skupiny fotosyntetického aparátu rostlin mohou být seřazeny podle redukčního potenciálu v diagramu zvaném **Z-schéma**.
- Elektrony uvolněné z P680 po absorpci fotonů jsou nahrazovány elektrony z fotolýzy vody. Každý elektron prochází řetězcem přenašečů do hotovosti plastochinonových molekul. Vytvořený redukovaný plastochinol redukuje cytochrom  $b_6f$  komplex, za současného transportu protonů do thylakoidů. Cytochrom  $b_6f$  přenáší elektrony na plastocyanin (PC) a ten regeneruje fotooxidovaný P700 v PSI. Elektrony emitované z PSI redukují přes řetězec přenašečů NADP+ na NADPH. Necyklický proces. V cyklickém procesu se elektrony vrací zpět na cytochrom  $b_6f$  a přitom se přenášejí další protony do thylakoidu.

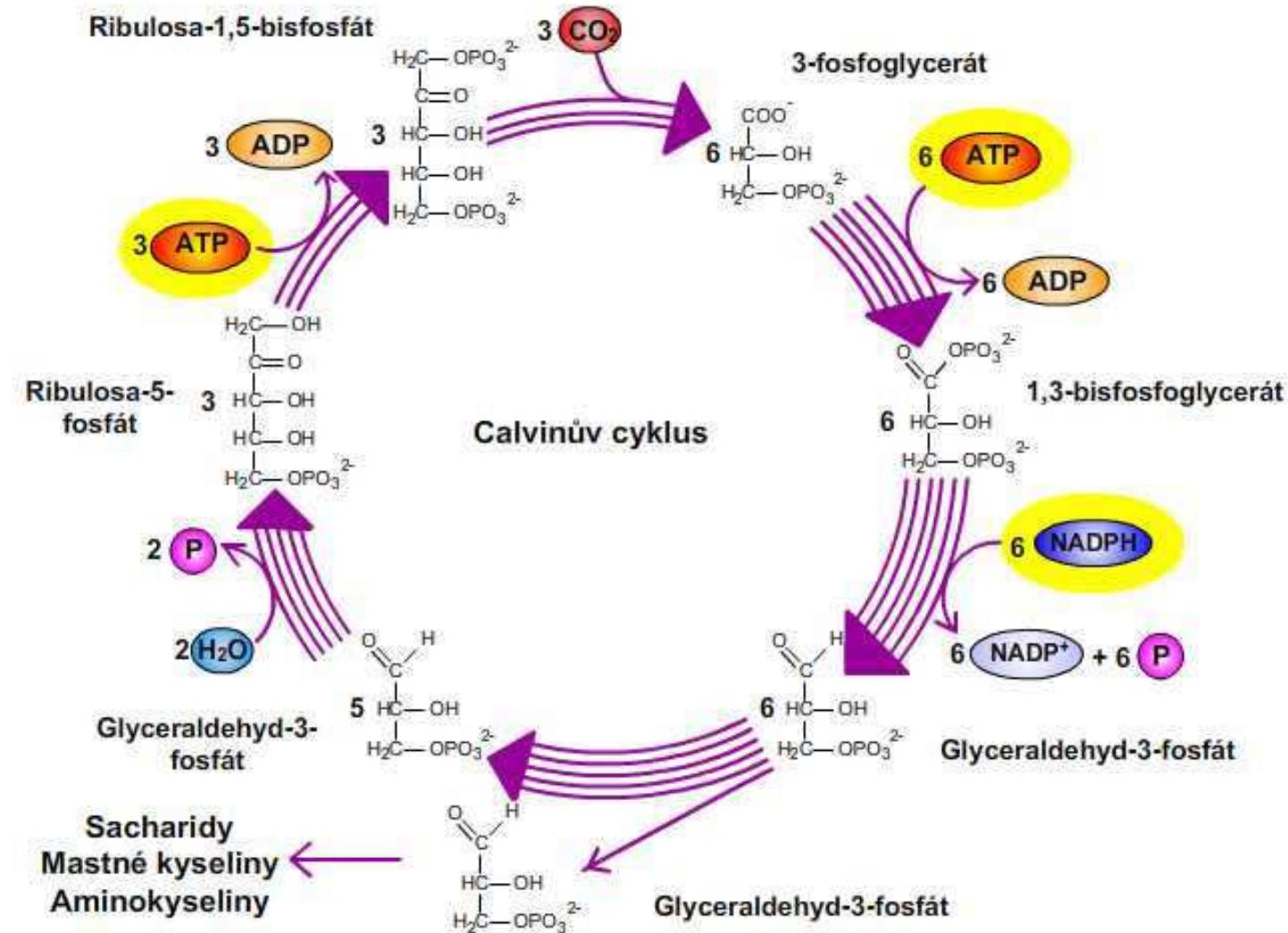
# Calvin-Bensonův cyklus (cyklus PRC)



# Fotosyntetické procesy v chloroplastech - souhrn



## Sekundární fáze fotosyntézy

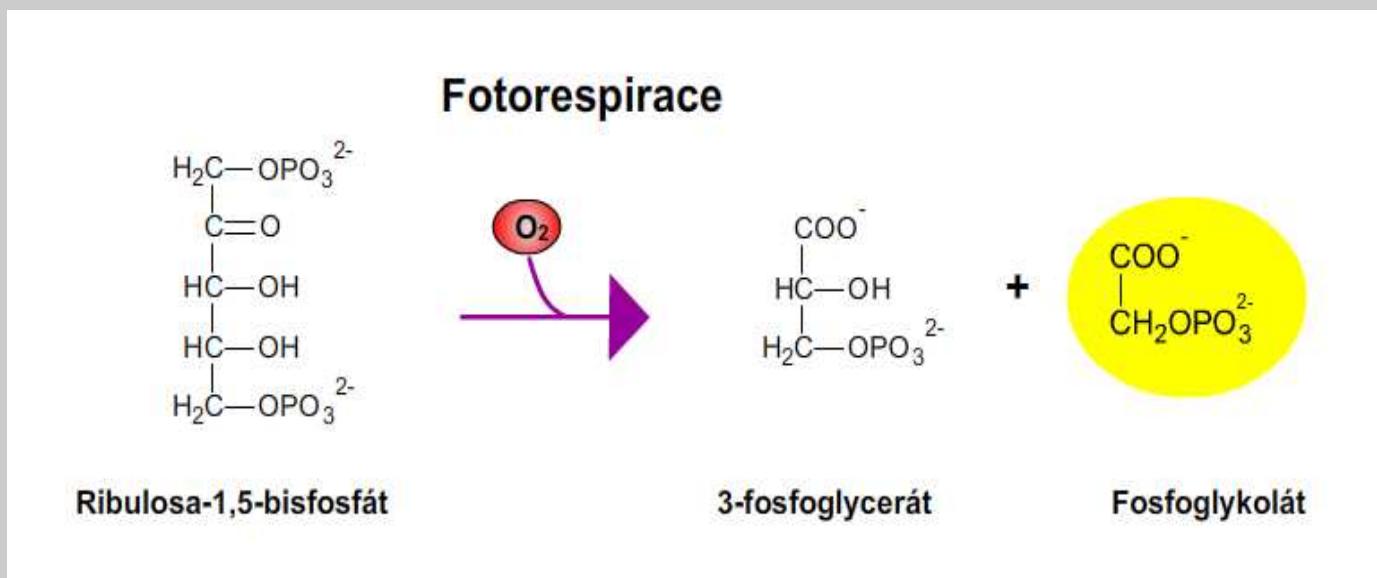


# Biosyntéza sacharidů:

- Celková stechiometrie Calvin-Bensonova cyklu:
- $3 CO_2 + 9 ATP + 6 NADPH \rightarrow GAP + 9 ADP + 8 Pi + 6 NADP^+$
- Vytvořený **GAP** může být využit k řadě biosyntéz, bud' vně nebo uvnitř chloroplastu. Může být převeden na **fruktosa-6-fosfát** dalším postupem cyklu a poté na **glukosa-1-fosfát (G1P)** (fosfoglukosaisomerasa a fosfoglukosamutasa).
- **G1P** je prekurzor všech dalších sacharidů rostlin.
- Hlavní složka škrobu,  $\alpha$ -amylosa, je syntetizována v stromatu chloroplastu jako dočasná skladovatelná forma glukosy.
- **$\alpha$ -Amylosa** je také syntetizována jako dlouhodobá skladovatelná forma v jiných částech rostlin jako jsou listy, semena a kořeny.
- **Celulosa** tvořena dlouhými řetězci  $\beta(1 \rightarrow 4)$ -vázanými glukosovými jednotkami je hlavním polysacharidem rostlin. Je syntetizována z UDP-glukos v rostlinné plasmové membráně a vylučována do extracelulárního prostoru.

# Fotorespirace

$\text{CO}_2$  soutěží s  $\text{O}_2$  o vazbu na Rubisco  
(Karboxylace nebo Oxygenace)



Fotorespirace je devastující  
proces jehož výsledkem je  
neužitečná spotřeba světlem  
vytvořeného NADPH a ATP !!!

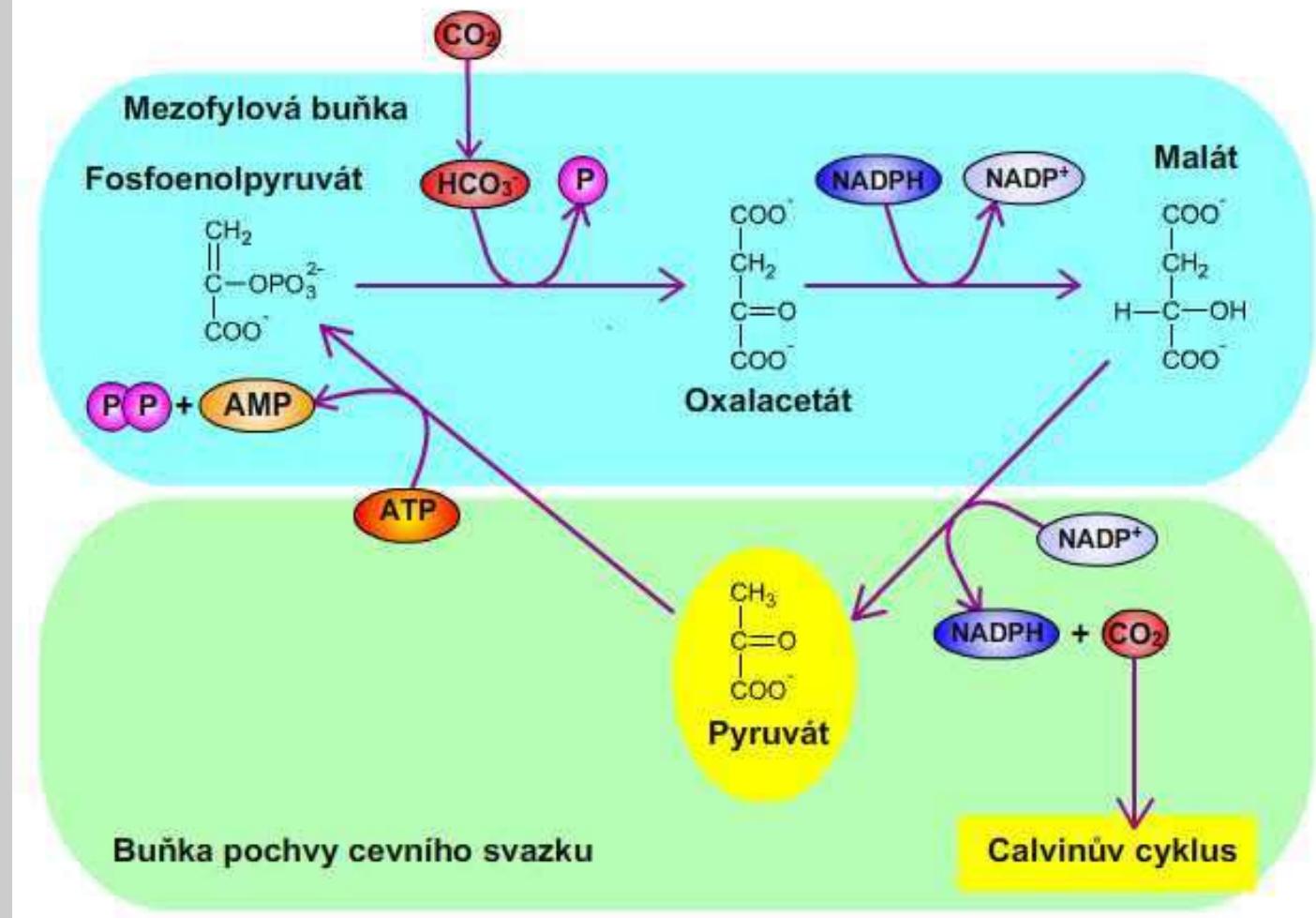
# *CO<sub>2</sub>* koncentrační mechanismy rostlin C4

## Rostliny C<sub>4</sub> koncentrují CO<sub>2</sub> na povrchu listu.

- Řada rostlin se evolučně přizpůsobila kolísání koncentrace O<sub>2</sub> a CO<sub>2</sub> tak, že koncentrují ve fotosyntetických buňkách CO<sub>2</sub> a zabraňují fotorespiraci. Např. cukrovka, cukrová třtina, kukuřice a mnoho plevelních rostlin. Typické pro tropické oblasti.
- List má charakteristickou anatomii - pod vrstvou buněk tzv. mesofylu jsou soustředěny pochvy cévních svazků. V mesofyllových buňkách není ribulosabisfosfátkarboxylasa !!



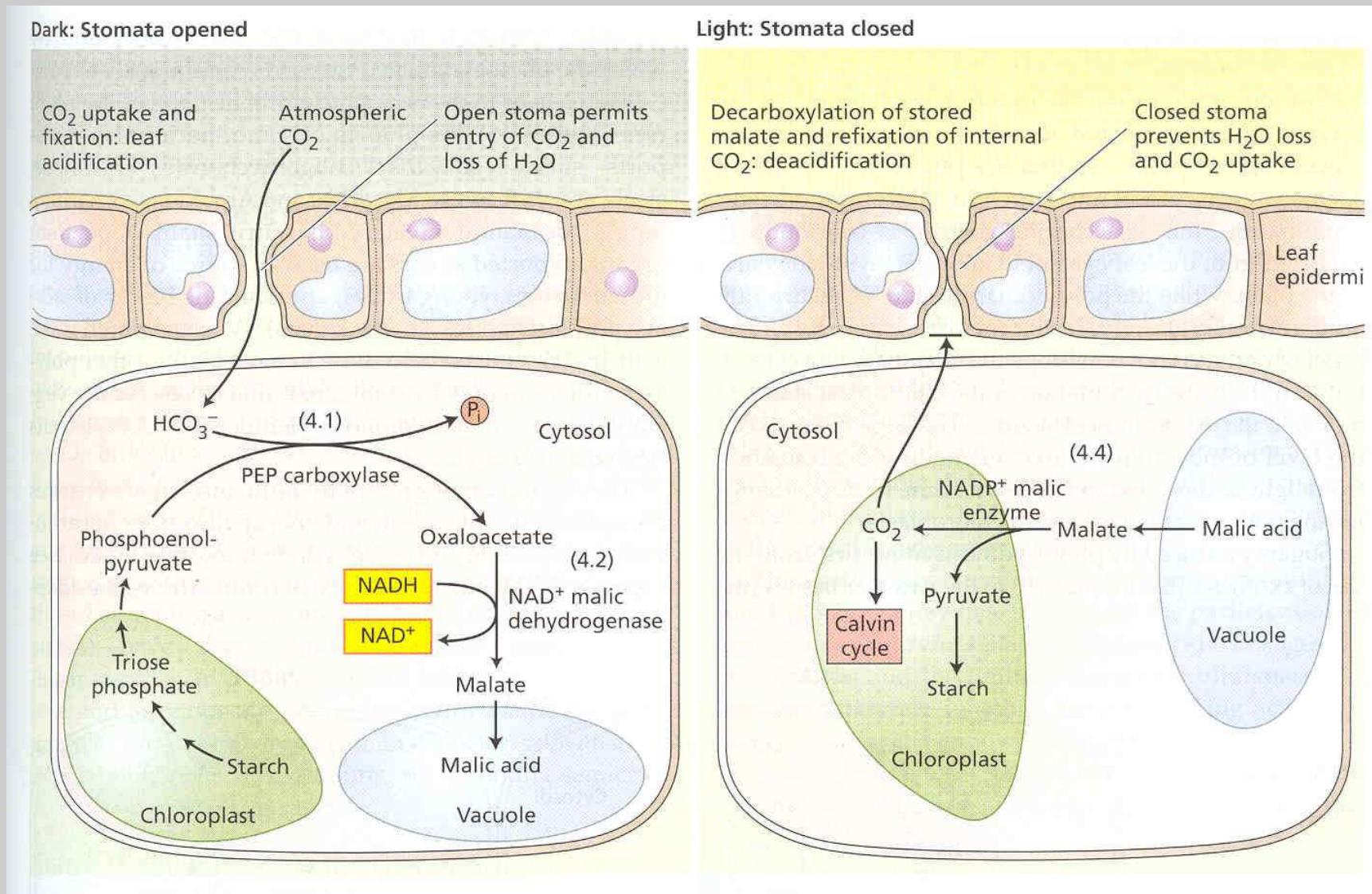
## Fotorespirace a C4 rostliny



## Cyklus $C_4$ – M. Hatch a R. Slack (1960)

- V mesofylu reaguje vstupující  $CO_2$  ve formě  $HCO_3^-$  s fosfoenolpyruvátem za tvorby oxaloacetátu (čtyři uhlíky, proto  $C_4$ ). Oxaloacetát je redukován NADPH na malát, který je transportován do buněk cévních svazků, kde je oxidativně dekarboxylován na  $CO_2$ , pyruvát a NADPH. Takto koncentrovaný  $CO_2$  vstupuje do Calvinova cyklu.
- Pyruvát je transportován zpět do mesofylu, kde je fosforylován za katalýzy **pyruvát-fosfátdikinasy** za tvorby fosfoenolpyruvátu. Při aktivaci přechází ATP na AMP + PP<sub>i</sub>. PP<sub>i</sub> je posléze hydrolyzován všudepřítomnou pyrofosfatasou na 2 × P<sub>i</sub>.
- Oxid uhličitý je koncentrován v buňkách cévních svazků na úkor spotřeby 2 ATP /  $CO_2$ .
- Fotosyntéza  $C_4$  rostlin spotřebuje celkem 5 ATP na rozdíl od  $C_3$  rostlin, které spotřebují 3 ATP.

# Rostliny CAM



## CAM rostliny jako varianta rostlin $C_4$ .

- Dráha byl poprvé popsána u tučnolistých rostlin a odtud název **CAM** - **crassulacean acid metabolism**.
- U CAM rostlin je časově oddělen záchyt  $CO_2$  a Calvin-Bensonův cyklus.
- CAM rostliny otevírají stomata (póry v listech) v noci a zachycují  $CO_2$  drahou  $C_4$  ve formě malátu.
- Pro zachycení  $CO_2$  je nutné velké množství fosfoenolpyruvátu. To se získává štěpením škrobu a glykolýzou.
- Během dne je malát štěpen za tvorby  $CO_2$  vstupujícího do Calvin - Bensonova cyklu a pyruvátu použitého na resyntézu škrobu.
- Celý tento proces je veden také z důvodu zabránění ztrátě vody !!!
- Stejnou drahou probíhá fotosyntéza u sukulentů.

## Proč musely zahynout tyto ryby?



Rubisco odčerpalo veškerou zásobu hydrogenuhličitanu (pufr), čímž se zvýšilo pH vody nad 8,4. Při této hodnotě amoniak přijímá proton a mění se na amonný kation. Ten je toxický.