

## A kloroplasztok és a fotoszintézis

A mikroorganizmusok többsége és állati sejtek szerves vegyületeket használnak a növekedéséhez. A szerves vegyületeket hasznosító sejteket **heterotrófoknak** nevezzük, és ilyen típusú sejtek fejlődtek ki először a Földön. A Földön megjelent első sejtek geokémiaiilag képződött szerves anyagokat használtak és amióta ezek elfogytak, minden szerves anyag az ún. **autotróf**, CO<sub>2</sub>-t hasznosító szervezetek működésének eredményeként alakult ki a Földön. A CO<sub>2</sub> hasznosításához azonban energia szükséges és az autotróf szervezetek két nagy csoportba sorolhatók aszerint, hogy az energiaszükségletet milyen forrásból fedezik:

1. kemoautotrófok: kémiai energiát hasznosítanak a CO<sub>2</sub> fixálásához. Ezek kivétel nélkül baktériumok
2. fotoautotrófok: fényenergiát hasznosítanak. Növények, algák és bizonyos baktériumok rendelkeznek e képességgel.

A fotoszintézis képessége a kénbaktériumok körében jelent meg először a Földön. Az első primitívebb fotoszintetizáló baktériumok azonban sokat fejlődtek és a legfejlettebb fotoszintézist a baktériumok között a **cianobaktériumok** alakították ki. A cianobaktériumok fotoszintézisének elektrondonorja ugyanis a víz és fotoszintézisük eredményeként oxigén keletkezik. Ennek következtében a cianobaktériumok alapozták meg az aerob életet a Földön.

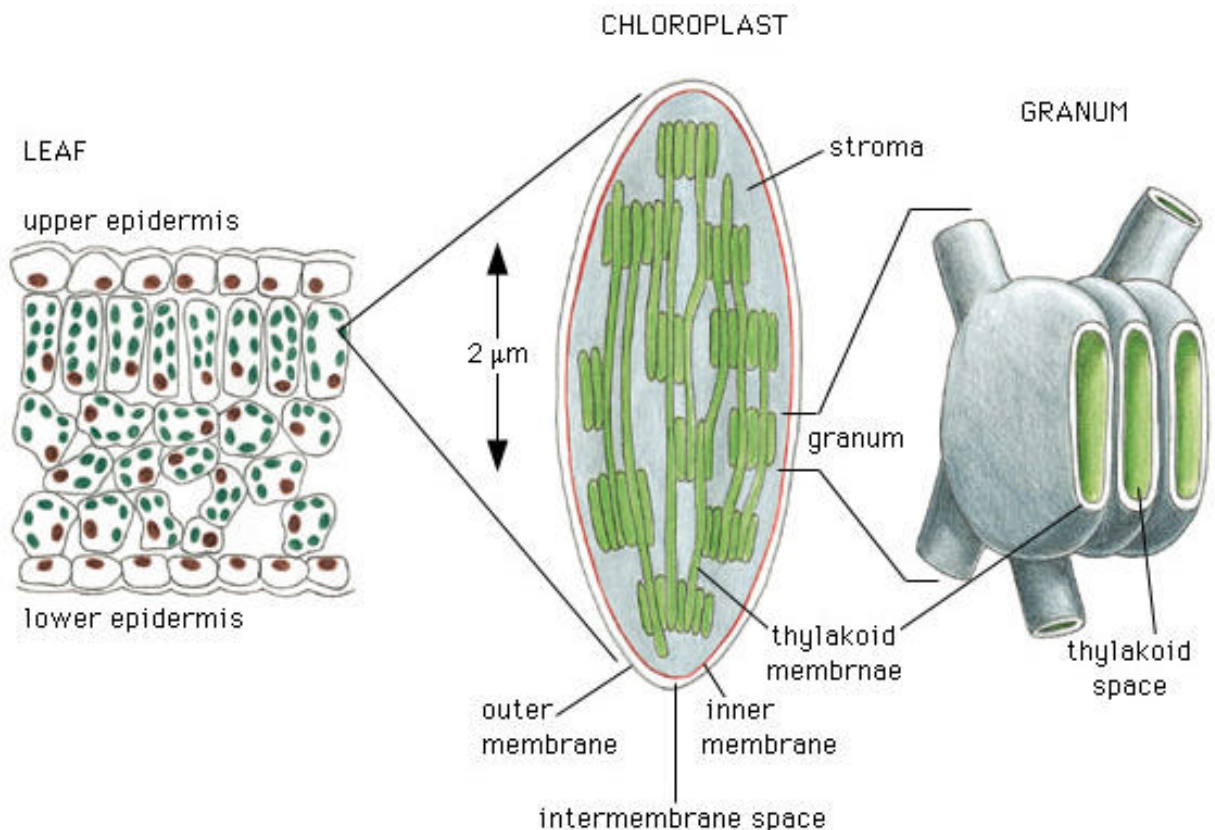
A fotoszintetizáló zöld növények később alakultak ki az evolúció során, és bennük a fotoszintézis egy intracelluláris organellumban történik, aminek a neve **kloroplaszt**. A kloroplaszt O<sub>2</sub> -termelő, fotoszintetizáló cianobaktériumok leszármazottja.

### A kloroplasztok eggyel több kompartment van, mint a mitokondriumokban

A kloroplasztok ultrastruktúrája sok tekintetben hasonlít a mitokondriumokéra. A kloroplasztnak is két külső membránja van akárcsak a mitokondriumoknak. A külső membrán a kloroplaszt esetében könnyen átjárható bizonyos molekulaméret alatti tartományban, míg a belső membrán csak meghatározott molekulákra permeábilis. A kloroplasztnál a belső membránnal körülvett részt **sztrómának** nevezzük, ami analóg a mitokondrium mátrixával. A sztróma számos enzimet tartalmaz, melyek a alapvető szerepet játszanak a kloroplaszt metabolizmusában.

Eme hasonlóságok ellenére a két sejtorganellum között azonban jellegzetes különbségek is megfigyelhetők. A kloroplasztnál ugyanis a belső membrán nem

alkot kristályokat, hanem párhuzamosan fut a külső membránnal. A kloroplaszt a mitokondriumhoz hasonlóan elektrontranszport-lánccsal rendelkezik, ami azonban nem a belső membránban foglal helyet. A kloroplasztban ugyanis a külső és belső membránon kívül egy harmadik membránrendszer is megfigyelhető és ebben helyezkedik el az elektrontranszport-lánc. Ez az ún. **tilakoid membrán** lapos zsákszerű képződményeket alkot a sztrómában. A tilakoid membrán által határolt teret tilakoid térnek nevezzük és feltételezhető, hogy az egyes zsákok által határolt tilakoid terek kapcsolatban állnak egymással és ezáltal egy összefüggő teret alkotnak.



©1998 GARLAND PUBLISHING

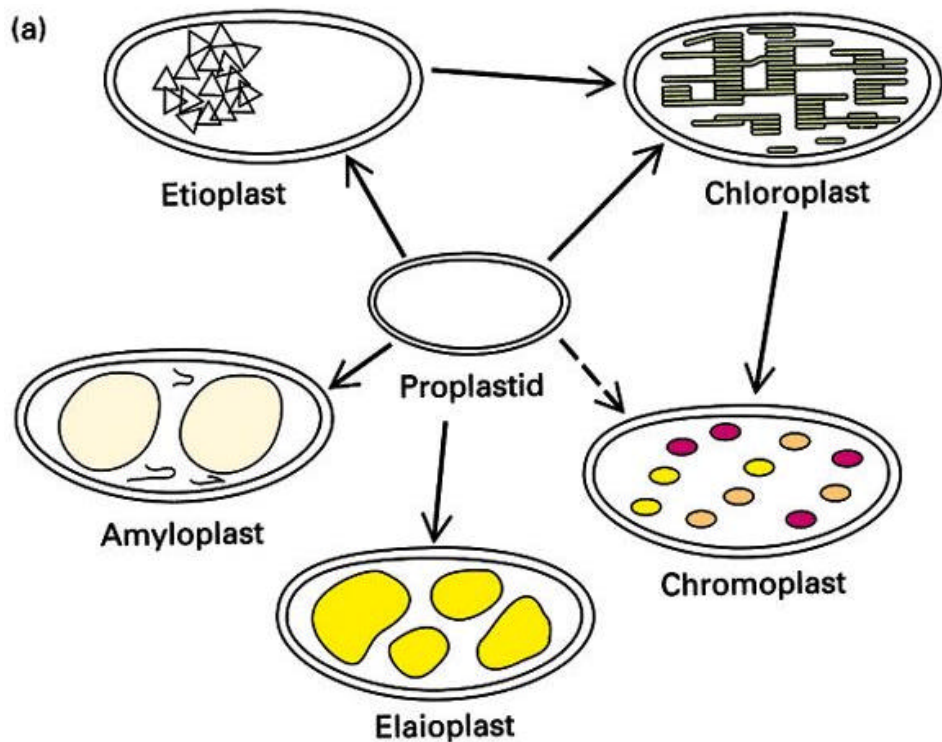
A tilakoid membrán lapos zsákjai egymásra lapulnak és nagyon hasonlítanak egy pénzérmékből álló oszlopra. Ezt a szerveződést **granumnak** nevezzük (többes száma: grana).

## A kloroplaszt a növényekre jellemző organellek (plasztidok) családjának egy képviselője

A plasztidok a növényi sejtekre jellemző sejtorganellek, melyeknek több fajtáját is ismerjük. Minden plasztid proplasztidból keletkezik, ami a növényi embrionális sejtekben fordul elő. A proplasztidok általános jellemzője, hogy a külső és a belső membrán jelenléte. A belső membrán által határolt sztrómában foglal helyet a proplasztid kis genomja, több kópiában. A proplasztidok mindig a sejt differenciáció igényei szerint fejlődnek. Ez azt jelenti, hogy a proplasztid attól függően alakul valamilyen plasztiddá, hogy az adott sejt milyen sejté differenciálódik. A proplasztid fejlődését a sejt nukleáris genomja kontrollálja. A plasztidoknak az alábbi típusait szokás megkülönböztetni:

1. **kloroplaszt**: fotoszintetizáló organellem.

1. **etioplaszt**: a proplasztid etioplasztá fejlődik (és nem kloroplasztá), ha a levél a növény fejlődése során nem kap fényt. Az etioplasztban sárga klorofill **prekurzor** van benne klorofill helyett. Ha a levelet fényre tesszük, akkor az etioplaszt gyorsan kloroplasztá alakul.



2. **kromoplaszt**: sárga, piros és narancsszínű karotenoidokat tartalmazó pigmentált organellem. Akromoplaszt adja a virágok és a gyümölcsök színét és mindig kloroplasztból alakul ki.

3. **amiloplaszt**: keményítő tartalmú plasztid.

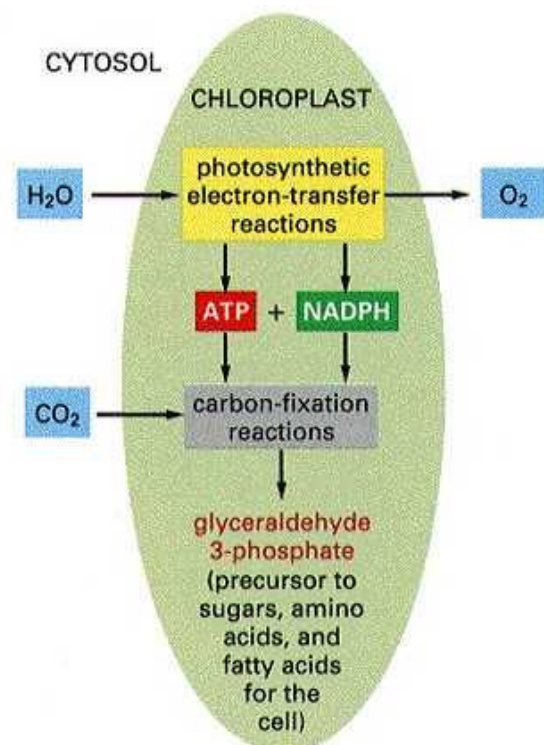
4. **elaioplaszt**: olaj és lipid tartalmú plasztid.

## A kloroplasztokban két jellegzetes reakciósorozat játszódik le

A növényi sejtek a fotoszintézis során  $\text{CO}_2$ -ból és vízből a glükózt állítanak elő fényenergia segítségével. A fotoszintézisi eredményeként keletkezett glükóz a bioszintézisekben hasznosulhat a fotoszintetizáló sejtben. A fotoszintetizáló azonban ellátja a növény nem fotoszintetizáló részeit is a bioszintézisek kiindulási anyagaival. Ebben az esetben a glükóz szaharózzá alakul és a szaharóz transzportálódik a növényben annak nem fotoszintetizáló részeibe. A fotoszintézissel keletkezett glükóz egy része nem hasznosul azonnal a bioszintézisekben, hanem raktározódik későbbi felhasználás céljából. Ilyenkor a glükózból ozmózisosan inert keményítő keletkezik, ami a glükóz raktározott formája.

A glükóz  $\text{CO}_2$ -ból és vízből kiinduló fotoszintézise során lejátszódó reakciók két nagy csoportba sorolhatók, aszerint, hogy fényenergiát igényelnek-e vagy sem.

1. **A fény reakciók** (vagy fotoszintetikus elektron-transzfer reakciók), amint azt nevük is jelzi, közvetlenül igénylik a fényenergiát. A fényreakciók színtere a kloroplaszt tilakoid membránja. Itt helyezkednek a klorofill molekulák, amik fényenergia befogásáért felelősek. Fény hatására a klorofill molekulák gerjesztődnek és ennek hatására egy elektrontranszport indul meg a tilakoid membránban. Az elektrontranszporthoz az elektront a víz adja és az elektron a NADP redukciójára fordítódik és NADPH keletkezik. Ez is mutatja, hogy az elektrontranszport iránya ellentétes a légzési elektrontranszportéval, ami a redukált koenzimtől (NADH) az  $\text{O}_2$  felé halad és víz keletkezik. A fotoszintézisnél éppen fordítva: a víz elektront használja fel a koenzim redukciójához. Mivel a légzési elektrontranszport egy spontán folyamat (durranógáz reakció), ezért az elektronok fordított irányú áramlása energiaigényes folyamat. A fényenergia éppen ezt a fordított irányú elektrontranszport biztosítását szolgálja. Az elektronok áramlása az elektrontranszport-láncon keresztül protonok membránon keresztüli pumpálását is eredményezi, akárcsak a légzési elektrontranszport lánc esetében. A képződő proton-gradiens pedig a kemiozmózisos mechanizmus



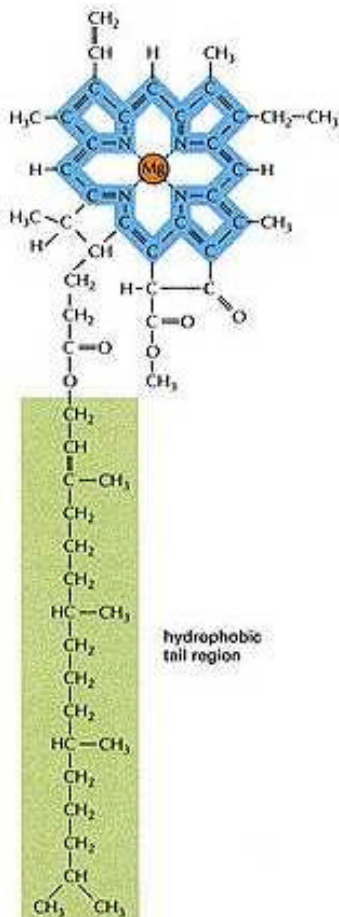
alapján ATP szintézisére vezet. A redukált NADP és az ATP a fényreakció két végterméke, amik egy másik, már nem fény érzékeny reakciósorozatban használódnak fel.

1. Az ún. **sötét reakciók** (vagy CO<sub>2</sub> fixáló reakciók) lejátszódásához közvetlenül nincs szükség fényenergiára. Ezeket a reakciókat ugyanis a fényreakciókban keletkezett NADPH és ATP hajtja. A sötét reakciók tehát csak közvetve igénylik a fényenergiát, amennyiben az vezet az ATP és a NADPH képződéséhez. A sötét reakciók során történik a légköri CO<sub>2</sub> megkötése (fixálása), ami energiaigényes folyamat. Ezt az energiát az ATP biztosítja és a NADPH pedig a redukálóképességet szolgáltatja. A sötét reakciók a kloroplaszt sztrómájában kezdődnek és a fotoszintetizáló sejt citoplazmájában fejeződnek be. A sötét reakciók végterméke a glükóz vagy szaharóz, attól függően, hogy a mi a végtermék végső rendeltetési helye.

Ezek szerint az ATP, NADPH és az O<sub>2</sub> képződése független a CO<sub>2</sub> fixáló reakcióktól és kapcsolatukat az ábra mutatja.

### A klorofill molekula fotokémiája

A látható fény különböző hullámhosszúságú fotonok (400 - 700 nm) összessége,



melyek különböző energiával rendelkeznek. A klorofill egy olyan zöld színű, fotoszintetikus pigment, ami a látható fény fotonjaival kölcsönhatásba lép. A klorofill molekula két részből épül fel:

1. A fény abszorpcióért a klorofill molekula porfirin gyűrűje felelős (az ábrán kékkel jelölve).
2. A klorofill molekula másik fele, a hosszú szénhidrogén lánc, pedig a molekula tilakoid membránba való beágyazódásáért felelős.

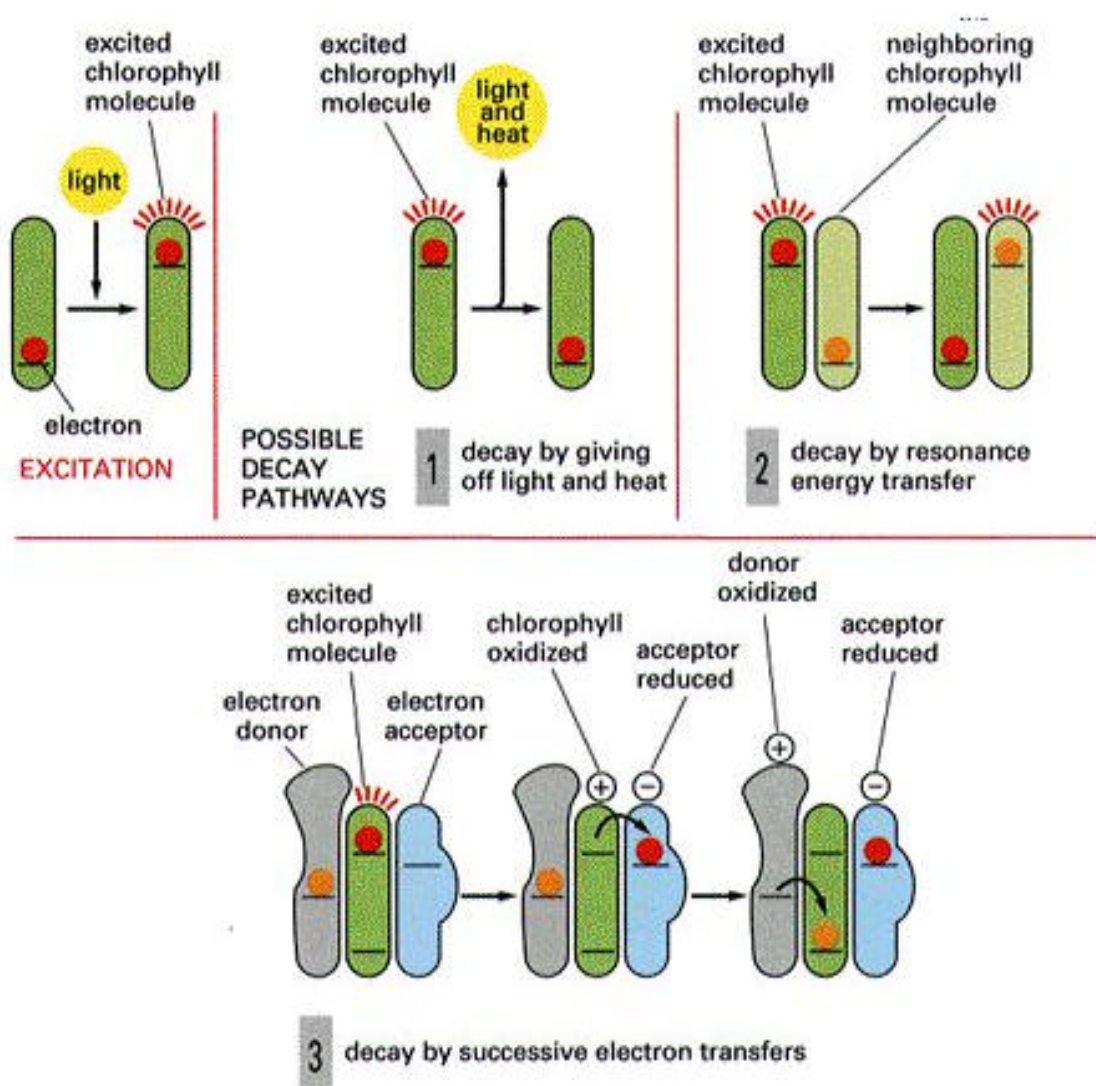
A klorofill a legjobban a vörös fény elnyelésére alkalmas. Amikor a klorofillt fény (**foton**) hatására gerjesztődik, akkor a váltakozó egyes és kettős kötések tartalmazó porfirin gyűrű elektronjai nagyobb energiájú állapotba kerülnek. Ez egy instabil állapot, és a klorofill alapvetően háromféle módon térhet vissza az alapállapotba:

1. energia csak hővé, vagy hővé és fénné (**fluoreszcencia**) alakul. Az izolált klorofill-molekulákkal oldatban mindig ez történik.

A tilakoid membránban elhelyezkedő klorofill azonban fehérjékkel van komplexben és ez lehetővé teszi, hogy a gerjesztési energiáját a szomszédos molekuláknak át tudja adni az alábbi mechanizmus egyikével:

2. **rezonancia energia transzfer** esetén az energia átadás elektron nélkül történik a szomszédos klorofill számára,

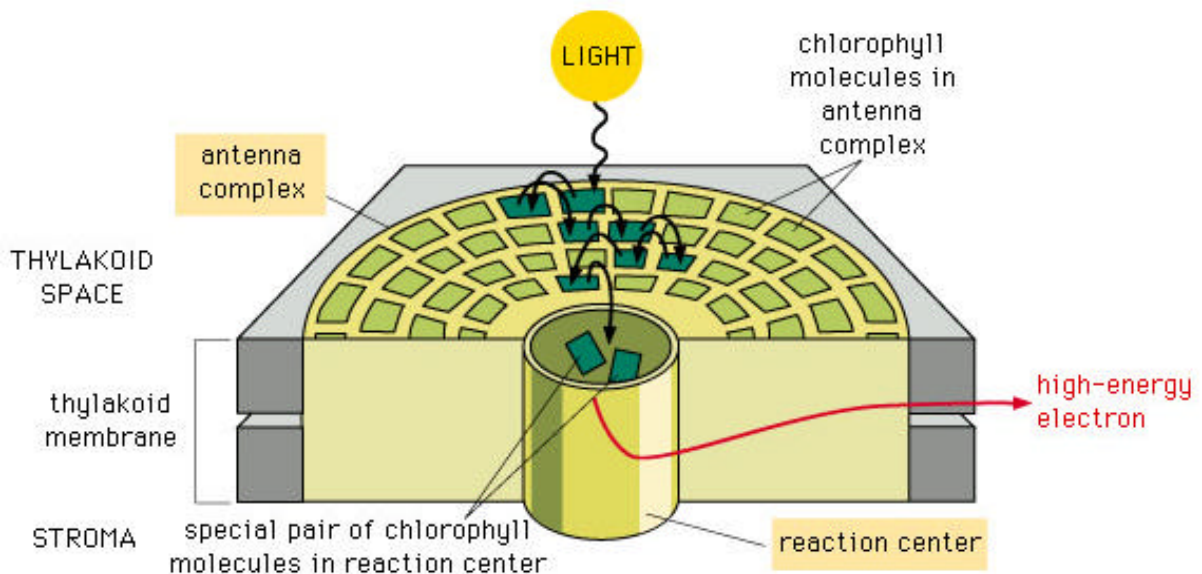
3. **elektrontranszfer** esetén pedig a nagy energiájú elektront átadása egy elektronakceptor molekulának adja át a klorofill. Ebben az esetben az eredeti állapot visszaállítása egy alacsony energiájú elektron felvételével történik egy **elektron donor molekulától**.



**A klorofill molekulák fehérjékkel fotorendszert alkotnak**

Amint azt már említettük a fotoszintetikus membránokban (növények tilakoid membránjában és a baktériumok fotoszintetizáló membránjában) a klorofill molekulák fehérjékkel alkotnak komplexet. Ennek eredményeként óriási méretű multiprotein komplex jön létre amit **fotorendszernek** (vagy **szisztémának**) nevezünk. A fotoszisztéma felelős a fényenergia begyűjtéséért és hasznos formába történő alakításáért. A fotoszisztéma klorofill molekulái alapvetően két csoportba sorolhatók a folyamatban betöltött szerepük alapján:

- 1. Fotokémiai reakciócentrum** egy klorofill párosból és fehérjéből álló transzmembrán komplex, ami tulajdonképpen a "fotoszintézis szíve", ami fontos szerepet játszik a fényenergia kémiai energiává alakításában. A reakciócentrum tulajdonképpen egy irreverzibilis elektron csapda, ami a gerjesztett elektront elektrontranszferrel gyorsan átadja egy olyan molekulának, ahol az sokkal stabilabb környezetben lesz. működik benne, ami az elektronokat az elektrontranszport láncnak adja.
- 2. Antenna komplexet** több száz klorofill molekula fehérjékkel alkotott komplexe alkotja tilakoid membránban. Az antenna komplex különböző hullámhosszú fényenergia összegyűjtésében játszik szerepet. Változó mennyiségű **járukeles pigmentet** (pl. karotenoidok) is tartalmaz. Az antennakomplexet alkotó klorofill molekulák fény általi gerjesztés után **rezonancia energia transzferrel** adják át az energiát a szomszéd molekuláknak. Az így begyűjtött fényenergia jól meghatározott irányban halad és a végállomása a reakciócentrum speciális klorofillpárosa.



## A nem ciklikus elektrontranszport ATP-t és NADPH-t termel

A CO<sub>2</sub> redukciója szerves molekulává egy energia- és redukálóerő igényes folyamat. Az energiát az ATP, a redukálóképességet pedig a NADPH biztosítja. Ezt a két molekulát a fotoszintetikus elektrontranszport-lánc állítja elő. A zöld növények és a cianobaktériumok elektrontranszportjának elektrondonor molekulája a víz. Mivel a víz egy gyenge redukálószer, ezért a víz elektronjait két fotonnal kell gerjeszteni ahhoz, hogy a NADP-t redukálni tudják. Éppen ezért ezen organizmusok fotoszintetikus elektrontranszport\*-láncában két fotorendszer működik közre. Miközben az elektron a vízről a NADP-re vándorol az elektrontranszport láncon keresztül H<sup>+</sup>-gradiens keletkezik a tilakoid membrán két oldalán.

A folyamat a következőképpen játszódik le. Az egyik fotosztéma (amit történeti okokból **2. Fotorendszernek nevezünk**) a gerjesztett elektronjait átadja egy kinonnak (plasztokinon). A reakciócentrumban így keletkezett elektronhiány a víz elektronjaival pótlódik. Egy mangán-tartalmú vízbontó enzim két vízmolekulát köt meg és tart fogva azok O<sub>2</sub> atomjaival. Az enzim a vízmolekulákból egyenként távolítja el az elektronokat a reakciócentrum elektronhiányának pótlására. Amikor négy elektront eltávolított a két vízmolekulából akkor molekuláris oxigén felszabadul::

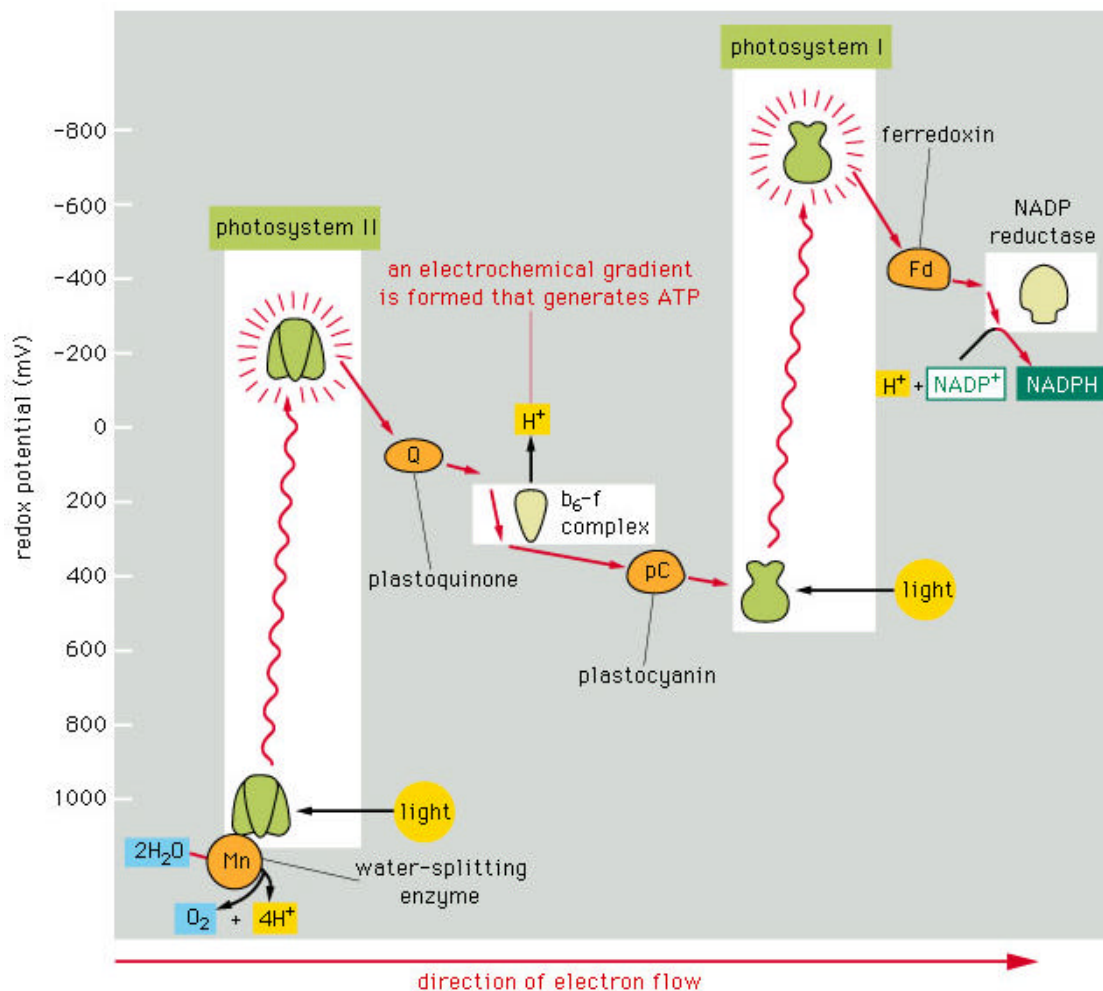


A plasztokinon egy erős elektrondonor, ami az elektront egy protonpumpának adja (**b<sub>6</sub> - f komplex**) adja tovább. A b<sub>6</sub> - f komplex, nagyon hasonló a mitokondrium b-c<sub>1</sub> komplexéhez és az elektron szállítása közben protont pumpál a kloroplaszt sztrómájából a tilakoid térbe (cianobaktériumnál pedig a sejten kívülre). Ennek következtében H<sup>+</sup> gradiens keletkezik a membrán két oldalán. A b<sub>6</sub> - f komplexről az elektron a plasztocianinnak adódik át. A másik fotoszisztémában (1. fotorendszer) a fény általi gerjesztés hatására hasonló folyamatok játszódnak le és pozitív töltéshiány keletkezik. Ez az elektronhiány a plasztocianin elektronjával pótlódik, tehát a 2. fotorendszer végső elektronakceptora tulajdonképpen első fotorendszer. Az első fotorendszer a gerjesztett elektronját a ferredoxinn Fe-S centrumára kerül, és az pedig redukálja a NADP-t.

Ha megvizsgáljuk a redoxpotenciál változást a folyamatban akkor a következő képet kapjuk. Mivel a víz erősen köti az elektronjait, ezért a H<sub>2</sub>O / O<sub>2</sub> rendszer redoxpotenciálja +820 mV, a NADPH/NADP rendszeré pedig



-320 mV. Az elektron külső energia befektetése nélkül mindig a negatívabb redox potenciálról vándorol a pozitívabb redoxpotenciál irányába. Ez láthatóan igaz a fotoszintetikus elektrontranszport lánc esetében is. Azonban a fényenergia hatására a redoxpotenciál negatívabbá válik. Egyetlen fotonban azonban azonban nincs elég energia ahhoz, hogy egy elektront a víz elektronját annyira gerjessze, hogy az a NADP-t redukálni tudja. Két foton energiája azonban már elégséges, sőt még arra is marad energia, hogy protongradiens épüljön ki az elektrontranszport során. Az redoxpotenciál változás fotoszintézis alatti változását a fotoszintézis **Z-sémájának** nevezzük.

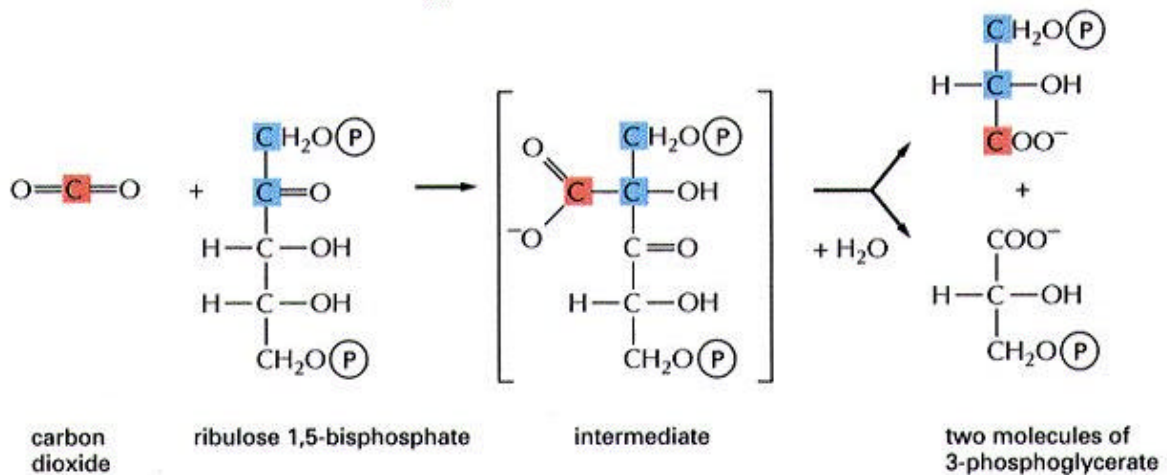


## A kloroplasztok ciklikus fotofoszforilációval ATP-t csinálnak NADPH nélkül

A fentebb leírt ún. nem ciklikus fotofoszforiláció során minden pár elektron, ami a H<sub>2</sub>O-ből a NADP-re megy kicsit több, mint egy ATP termel. Azonban amint azt látni fogjuk 1,5 ATP szükséges NADPH molekulánként egy CO<sub>2</sub> molekula fixálásához. Az extra ATP termelését bizonyos növények kloroplasztjai a 1. fotorendszer ciklusos üzemmódban való működtetésével oldják meg, aminek során csak ATP képződik, de NADPH nem. A 1. fotorendszer gerjesztett elektronja ugyanis nem a NADP redukciójára fordítódik, hanem a b<sub>6</sub>-f komplexre kerül vissza, és onnan pedig ismét az 1. fotorendszerre. Az elektron ezen körbejárásának egyetlen végeredménye (az elkerülhetetlen hőképződés mellett), hogy protongradiens épül ki a b<sub>6</sub>-f komplex által, ami ATP szintézist eredményez. A ciklikus és nem ciklikus fotofoszforiláció arányainak változtatásával pedig a NADPH és ATP termelés arányai változtathatók.

## A CO<sub>2</sub> fixálása a ribulóz difoszfát karboxiláz által katalizált

A szénhidrátok oxidálása CO<sub>2</sub>-á és vízzé, energia felszabadulással járó reakció. Éppen ezért, a megfordított folyamat, a szénhidrátok szintézise CO<sub>2</sub>-ból és H<sub>2</sub>O-ből energiát igényel, tehát ezt a folyamatot valaminek "hajtania" kell. A sötét reakciók első, és egyben központi lépése a CO<sub>2</sub> fixálása:



Ezt reakciót egy sztrómában lévő enzim, a **ribulóz-difoszfát karboxiláz** katalizálja. Ez egy óriási enzimkomplex, aminek molekulatömege 500.000 Da körül van. Ez egy nagyon lassú enzim, ami másodpercenként csak három terméket képes előállítani, szemben más enzimekkel, amik kb. 1000 termékmolekulát képeznek másodpercenként. Éppen ezért sok enzimre van szüksége a kloroplasztnak, és a

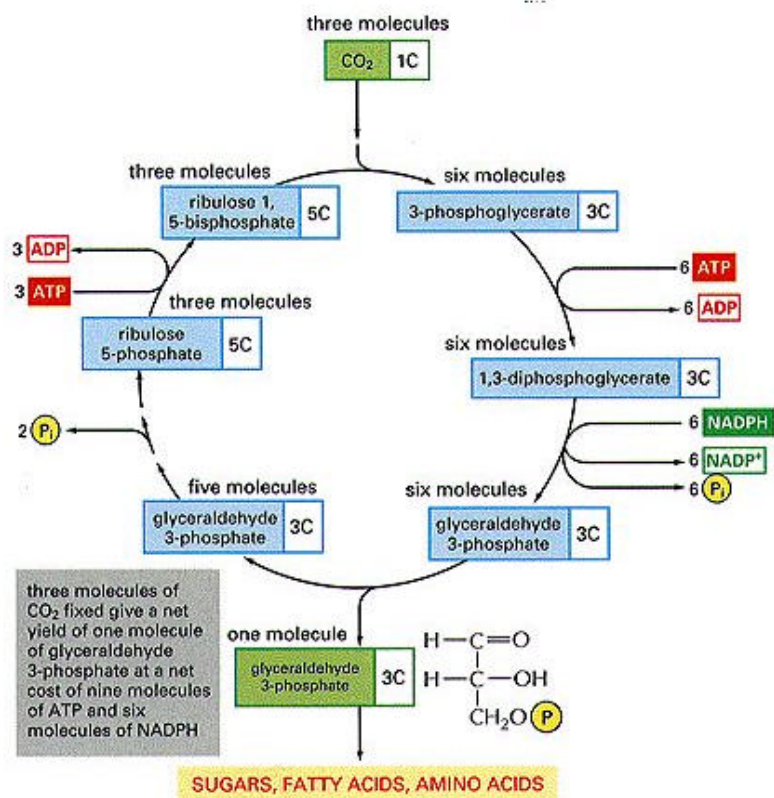
kloroplaszt proteineknek 50%-át ez az enzim alkotja. Mindezek alapján a ribulóz-difoszfát karboxiláz a leggyakoribb enzim a Földön.

### Minden CO<sub>2</sub> molekula fixálása 3 ATP-t és 2 NADPH-t igényel

A CO<sub>2</sub> fixálás energetikailag kedvező, mert a Ru-1,5-P<sub>2</sub> nagy energiájú vegyület. Azonban a Ru-1,5-P<sub>2</sub> előállításához energia és redukálóképesség szükséges. Ezeket a fényreakció biztosítja ATP és NADPH formájában. Ha a CO<sub>2</sub> fixálás fenti egyenletét három molekulára írjuk fel, akkor hat molekula glicerinsav-3-foszfát keletkezik. Ebből egy molekula Ru-1,5-P<sub>2</sub> a három CO<sub>2</sub> fixált szénét tartalmazza, és ez a folyamat hozadéka. Öt molekula pedig a három Ru-1,5-P<sub>2</sub> regenerálására szolgál és ehhez 9 ATP és 6 NADPH molekulára van szükség. Ez a folyamat a **Calvin ciklus**.

A folyamat hozadékeként képződött GlcA-3-P a citoszólba kerül, ahol Fr-6-P, majd Gl-1-P és végül UDP-Gl keletkezik belőle. Utóbbihoz Fr-6-P kapcsolódik, és végül **szaharóz** keletkezik.

A sztrómában maradt GlcA-3-P-ból pedig **keményítő** (tartalék szénhidrát) képződik. A glikolízis megfordításával (glükoneogenezis) Gl-1-P keletkezik, majd ADP-Gl, ami a keményítő szintézisének a prekurzora. A keményítő nappal képződik, és éjszaka lebomlik.

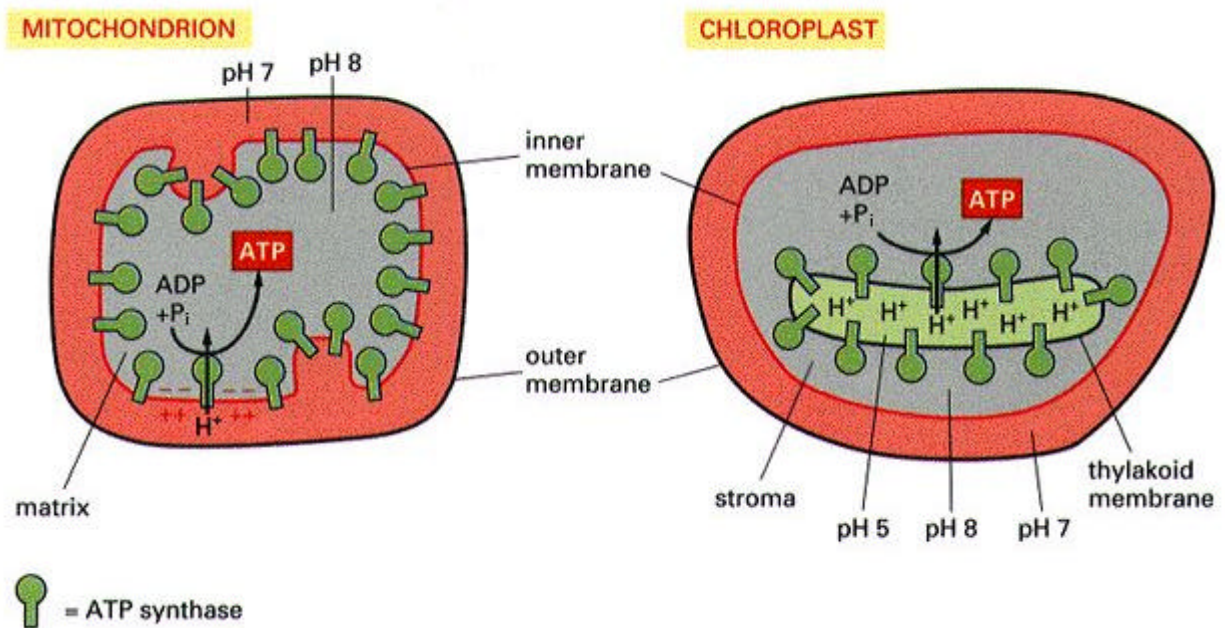


### A mitokondrium és a kloroplaszt pH gradiense

A mitokondrium a protonokat a mátrixából az intermembrántérbe pumpálja. Éppen ezért a pH a mátrixban nagyobb (pH = 8), mint az intramembrán térben (pH = 7). A pH különbség ( $\Delta\text{pH}$ ) csak egységnyi, mert az intermembrántér a permeábilis külső membránon keresztül jól elkeveredik a nagy térfogatú citoplazmás térrel.

Kloroplaszt protonokat transzportál a sztrómából a tilakoid térbe. Az intermembrán terében a pH = 7, míg a sztrómában pH = 8. A tilakoid térben pedig a pH = 5, mert annak térfogata kicsi és a bepumpált protonoktól lesavanyodik.

Érdemes észrevenni, hogy az ATP-áz feje mindkét organelum esetében egy pH=8-as közegben van (mátrix illetve sztróma), ahol az aktivitása maximális.



### A mitokondrium és a kloroplaszt cirkuláris DNS-t tartalmaz

Mind a mitokondrium, mind a kloroplaszt endoszimbionta eredetűek. Prokarióta sejtekből alakultak ki, és ennek megfelelően cirkuláris alakú DNS-t tartalmaznak. Ezen organelumok DNS-ei általában kis méretűek, de több példányban vannak jelen az organelumban. A példányszám fajonként változó, és 5-80 / organelum érték körül mozog.

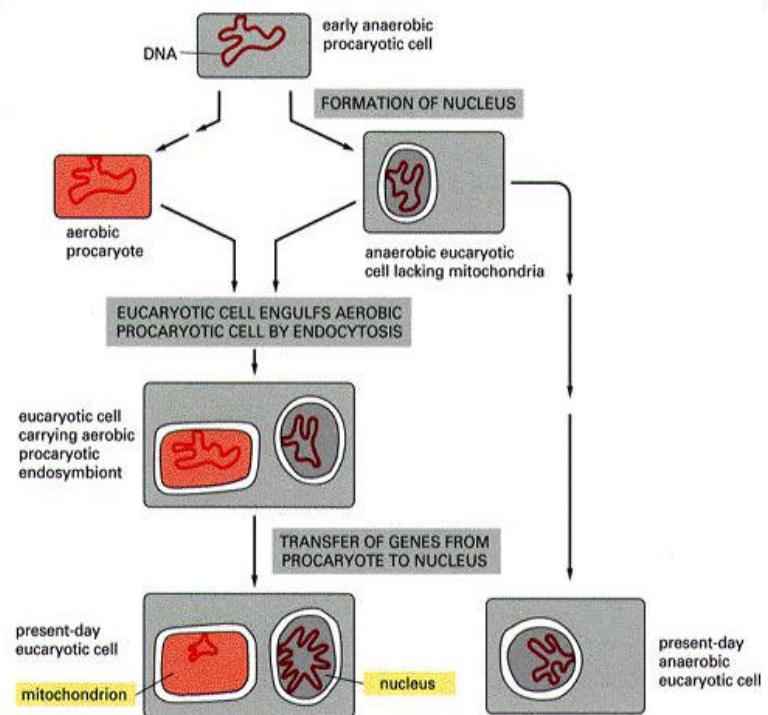
A mitokondrium és a kloroplaszt *de novo* nem keletkeznek, hanem csak már meglévő organellumokból képződnek. Ahhoz, hogy a mennyiségük a sejtben ne csökkenjen, sejtenkénti mennyiségük meg kell duplázódjon a gazdasejt k;t egymástkövető osztódása között (sejtciklus).

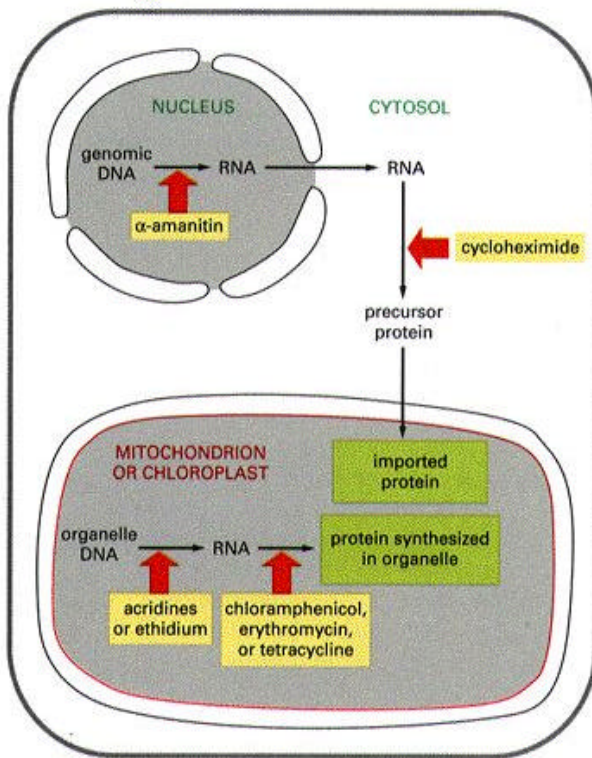
Ennek megfelelően ezek az organellumok DNS szintézist végeznek, saját DNS-ük replikációja érdekében. Az organellumok DNS szintézise folyamatos, a sejtciklus alatt, szemben a nukleáris DNS szintézisével, ami a sejtciklus egy részére (S-fázis) korlátozódik.

A DNS replikáció mellett azonban az organellumok DNS irányított transzkripciót és fehérjeszintézist is végeznek, ami prokarióta jellegzetességekkel bír:

1. az organellum promoterek és terminációs szignálok a baktériumokéhoz hasonlítanak,
2. riboszómáik prokarióta méretűek,
3. fehérjeszintézis kezdő aminosava N-formil-metionin.

Az evolúció során azonban sokat fejlődtek és ezen fejlődés során génjeik nagy részét átadták a gazdasejtnek. Ennek következtében a legtöbb mitokondriális és kloroplaszt fehérje a nukleáris genomban kódolt. Ezek a fehérjék a citoszólban szintetizálódnak, és készen lépnek be az organellumba (ld. protein import az organellumokba). A fehérjék más része az organellum saját DNS-ével kódolt, annak riboszómáin szintetizálódnak. A fehérjecsera a citoszól és ezen organellumok között **egyirányú**, tehát nem ismerünk olyan fehérjét, amit ezek az organellumok szintetizálnának a gazdasejt számára.

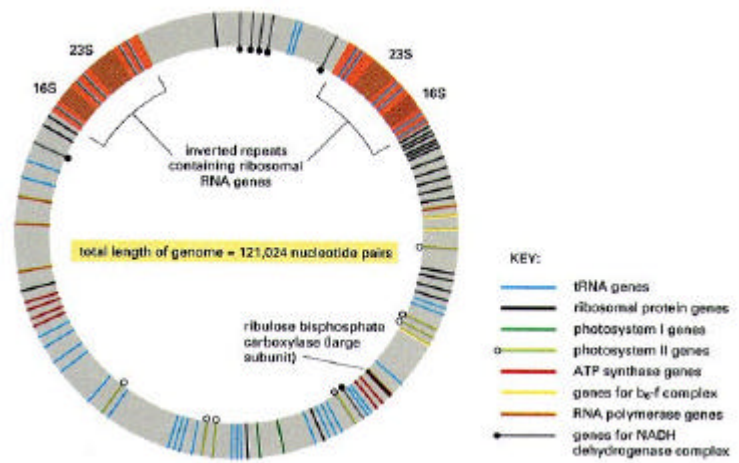




Annak eldöntésére, hogy egy bizonyos organelum fehérje, hol szintetizálódik specifikus fehérjeszintézis gátlószerek használhatók. Így pl. a citoplazmás fehérjeszintézis gátlószere a **cikloheximid**, ami csak a citoplazmában található eukarióta riboszómákat gátolja. A kloroplaszt és a mitokondrium fehérjeszintézisének gátlószerei pedig **eritromicin**, **klóramfenikol**, amik csak a prokarióta riboszómákat gátolják.

Mivel az organelum DNS-ek mérete kicsi, ezért több fajban is ismerjük azok teljes nukleotidsorrendjét (szekvenciáját). Az alábbi gének találhatóak a kloroplaszt genomban:

1. négyféle riboszómális RNS (rRNS),
1. 20 darab riboszómális fehérje,
2. az RNS polimeráz több alegysége,
3. az 1. és 2. fotorendszer több fehérjéje,
4. az ATPáz több alegysége,
5. 30 darab tRNS,
6. az elektrontranszport lánc több fehérjéje.



Láthatóan a nagy multiprotein-komplexeknek csak bizonyos alegységei kódoltak az kloroplasztban és a többi fehérje a nukleuszban kódolt és a citoszólban szintetizálódik.

A mitokondriális genomban szinte minden nukleotid kódol valamit, és alig vannak regulációs helyek a DNS-en. A mitokondriális fehérjeszintézis csak 22 féle tRNS-t használ, a szokásos 30-al szemben. Ennek megfelelően a kód harmadik nukleotidja szinte bármelyik nukleinsav-bázis lehet. A genetikai kód univerzális az egész élővilágban, de a mitokondriumok kivételt képeznek, ugyanis a 64 kódból négy mást jelent a mitokondriumban. Ez sokáig problémát okozott, de később kiderült, hogy ez a négy kód más és más aminosavat jelent a különböző eredetű mitokondriumokban is. Ez tehát azt jelenti, hogy ez az eltérés az univerzális kódtól a mitokondriumok kialakulása után következhetett be az egyes mitokondriumokban.

