



ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ  
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

# Φωτοσύνθεση (ΒΙΟΛ-440)

## 6<sup>η</sup> Ενότητα

Ρυθμιστικοί μηχανισμοί της  
φωτοσυνθετικής διαδικασίας

**Κοτσαμπάσης Κυριάκος**

Καθηγητής

Τμήμα Βιολογίας

## Χρηματοδότηση

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό έχει αναπτυχθεί στα πλαίσια του εκπαιδευτικού έργου του διδάσκοντα.
- Το έργο «Ανοικτά Ακαδημαϊκά Μαθήματα στο Πανεπιστήμιο Κρήτης» έχει χρηματοδοτήσει μόνο τη αναδιαμόρφωση του εκπαιδευτικού υλικού.
- Το έργο υλοποιείται στο πλαίσιο του Επιχειρησιακού Προγράμματος «Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση» και συγχρηματοδοτείται από την Ευρωπαϊκή Ένωση (Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο) και από εθνικούς πόρους.



## Σημείωμα αδειοδότησης

- Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά, Μη Εμπορική Χρήση, Όχι Παράγωγο Έργο 4.0 [1] ή μεταγενέστερη, Διεθνής Έκδοση. Εξαιρούνται τα αυτοτελή έργα τρίτων π.χ. φωτογραφίες, διαγράμματα κ.λ.π., τα οποία εμπεριέχονται σε αυτό και τα οποία αναφέρονται μαζί με τους όρους χρήσης τους στο «Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων».



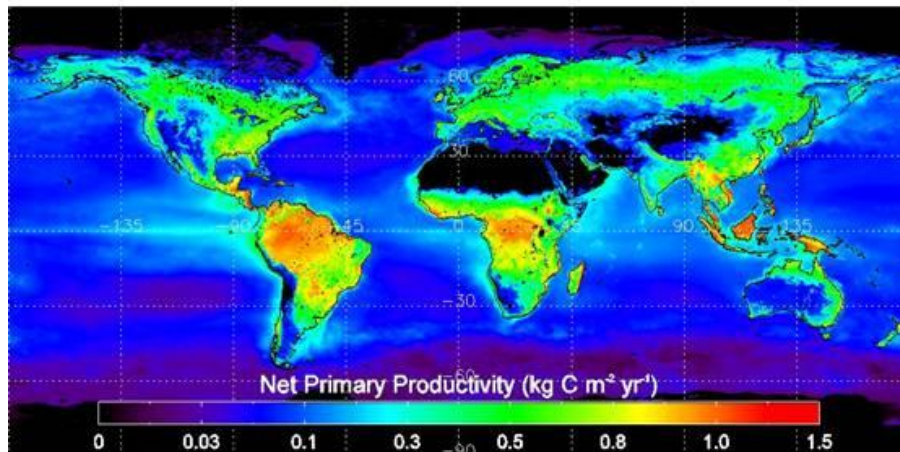
[1] <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

- Ως **Μη Εμπορική** ορίζεται η χρήση:
  - που δεν περιλαμβάνει άμεσο ή έμμεσο οικονομικό όφελος από την χρήση του έργου, για το διανομέα του έργου και αδειοδόχο
  - που δεν περιλαμβάνει οικονομική συναλλαγή ως προϋπόθεση για τη χρήση ή πρόσβαση στο έργο
  - που δεν προσπορίζει στο διανομέα του έργου και αδειοδόχο έμμεσο οικονομικό όφελος (π.χ. διαφήμιση) από την προβολή του έργου σε διαδικτυακό τόπο
- Ο δικαιούχος μπορεί να παρέχει στον αδειοδόχο ξεχωριστή άδεια να χρησιμοποιεί το έργο για εμπορική χρήση, εφόσον αυτό του ζητηθεί.

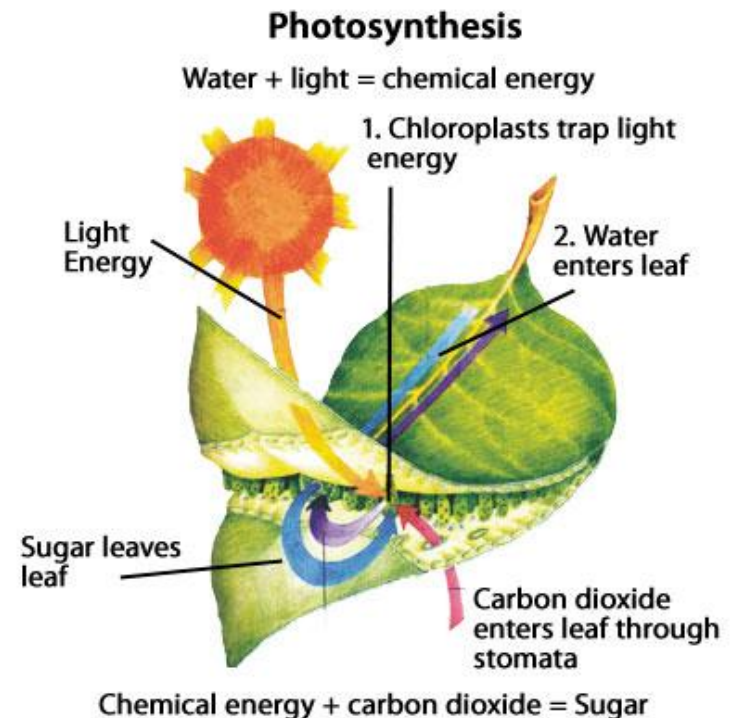
# ΡΥΘΜΙΣΤΙΚΟΙ ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΗΣ ΔΙΑΔΙΚΑΣΙΑΣ

Η σωστή λειτουργία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού σε διαφορετικές φωτοσυνθετικές συνθήκες εξαρτάται άμεσα από τη δυνατότητα προσαρμογής του σε αυτές τις συνθήκες. Την πλαστικότητα του φωτοσυνθετικού μηχανισμού να προσαρμόζεται στις οποιεσδήποτε συνθήκες την εξασφαλίζει μία σειρά ρυθμιστικών μηχανισμών, κυριότεροι των οποίων είναι οι εξής:

- Μηχανισμός συντονισμού φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων
- Ρυθμιστικοί μηχανισμοί διοχέτευσης ενέργειας από το LHC II στο PS I και PS II (“tri-partite” μοντέλο - state 1 → state 2)
- Φωτοπροσαρμογή του φωτοσυνθετικού μηχανισμού
- Φωτοαναπνοή – C<sub>3</sub>- C<sub>4</sub>- και CAM-φυτά
- Ψευδοκυκλική ροή ηλεκτρονίων (αντίδραση Mehler)
- Φωτοαναστολή



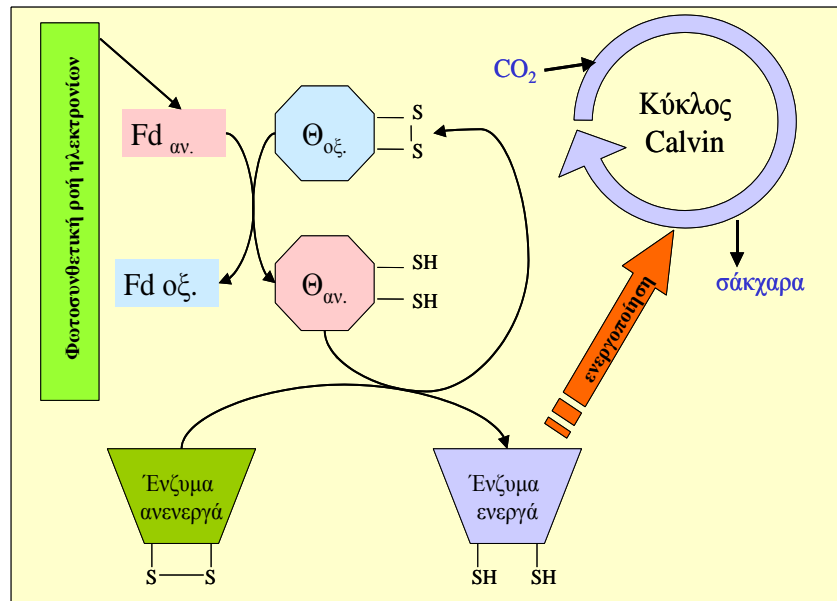
<http://www.clare.cam.ac.uk/Fellows-and-Staff-Directory/adf10/>



<http://www.ngfl-cymru.org.uk/appliedscience/subjects/as/unit3/>

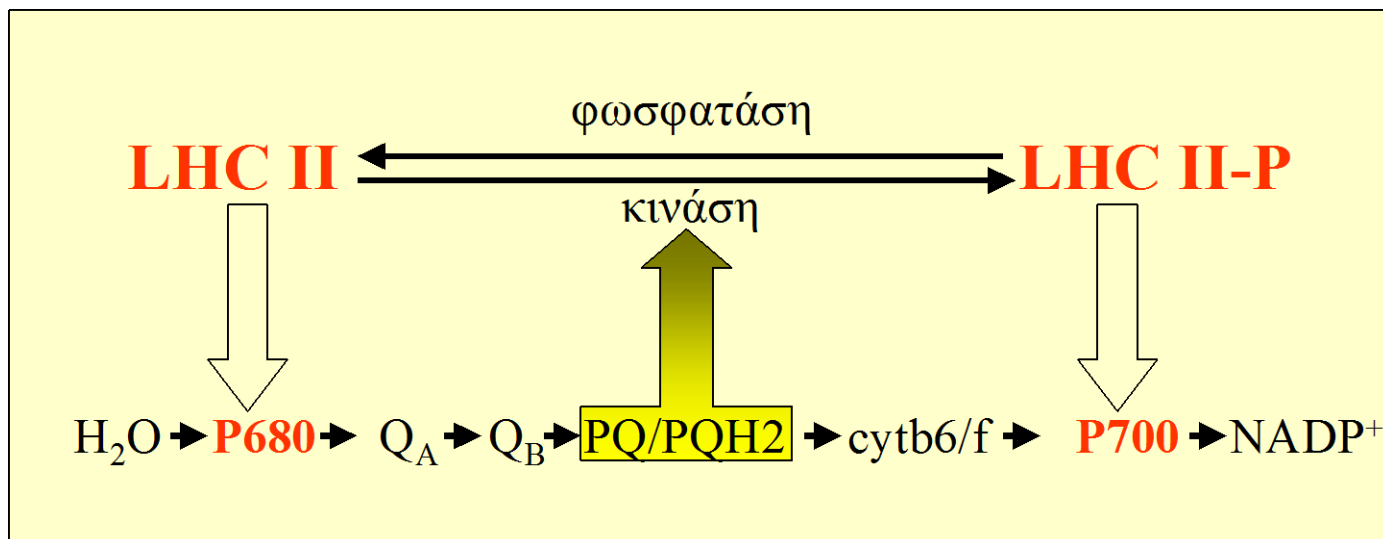
## ➤ Μηχανισμός συντονισμού φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων

Ο κύριος μηχανισμός συντονισμού των δύο σκελών της φωτοσυνθετικής διαδικασίας, των φωτεινών και των σκοτεινών αντιδράσεων, γίνεται μέσω μιας αναγωγικής ουσίας της **θειορεδοξίνης**, που βρίσκεται στο στρώμα. Η θειορεδοξίνη είναι μία πρωτεΐνη 12kDa που περιέχει γειτνιάζοντα κατάλοιπα κυστεΐνης. Αυτές οι κυστεΐνες σχηματίζουν ένα δισουλφιδικό δεσμό στην οξειδωμένη θειορεδοξίνη. Σε υψηλές εντάσεις φωτισμού στους χλωροπλάστες, η οξειδωμένη θειορεδοξίνη ανάγεται από τη **φερρεδοξίνη** (πρόκειται για τον τελευταίο ηλεκτρονιοδότη πριν τον σχηματισμό του NADPH). Αρκετά από τα ένζυμα των σκοτεινών αντιδράσεων (κύκλος του Calvin) αυξάνουν τη δραστηρότητα τους μετά από αναγωγή δισουλφιδικών δεσμών, που φέρουν. Η αναγωγή αυτών των δισουλφιδικών δεσμών γίνεται από την ανηγμένη μορφή της θειορεδοξίνης. Έτσι, οι δραστηρότητες των φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης συντονίζονται μέσω του αναγωγικού δυναμικού της φερρεδοξίνης και στη συνέχεια της θειορεδοξίνης.

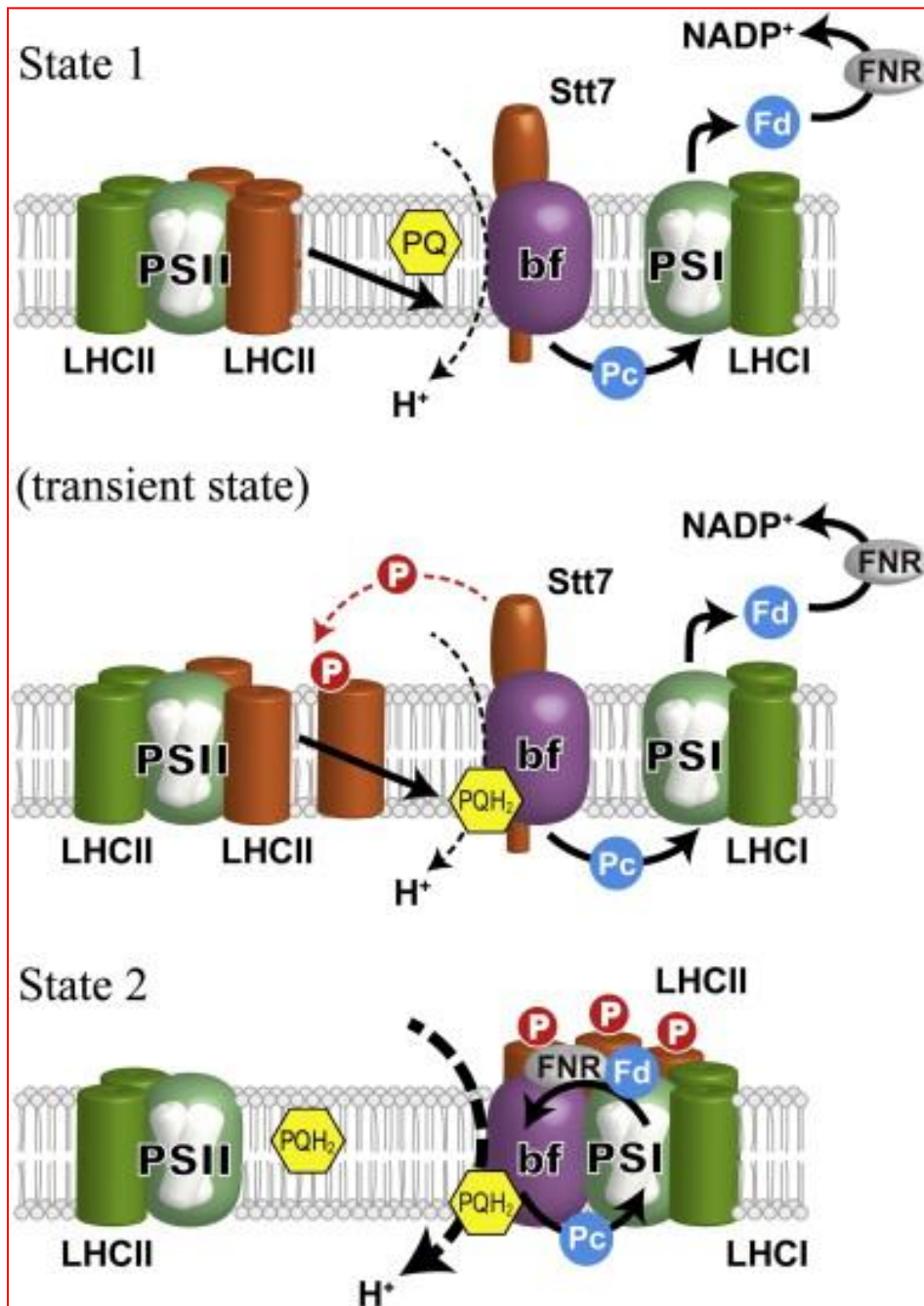
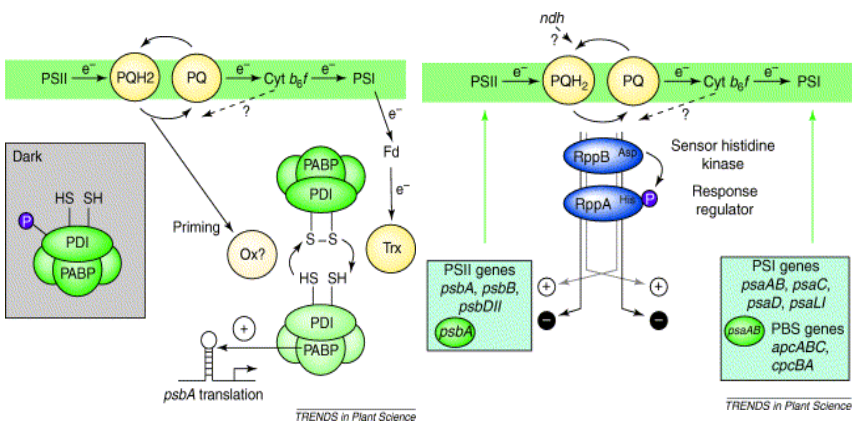
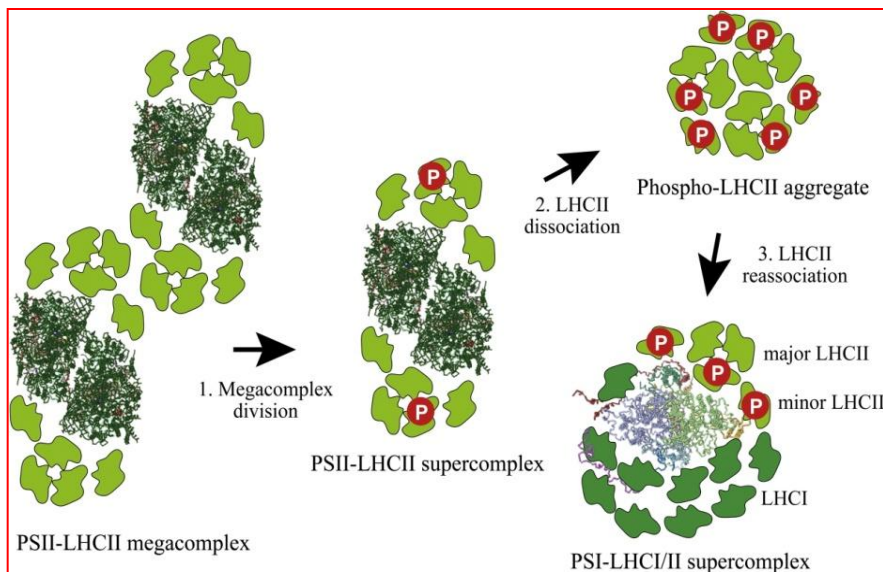


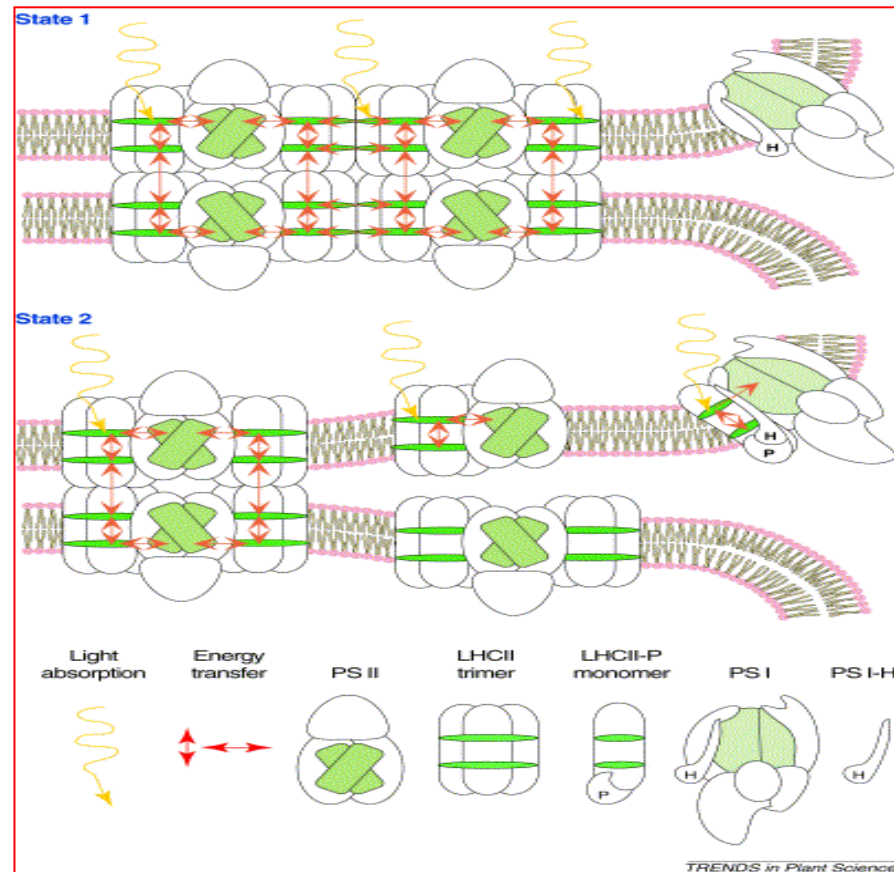
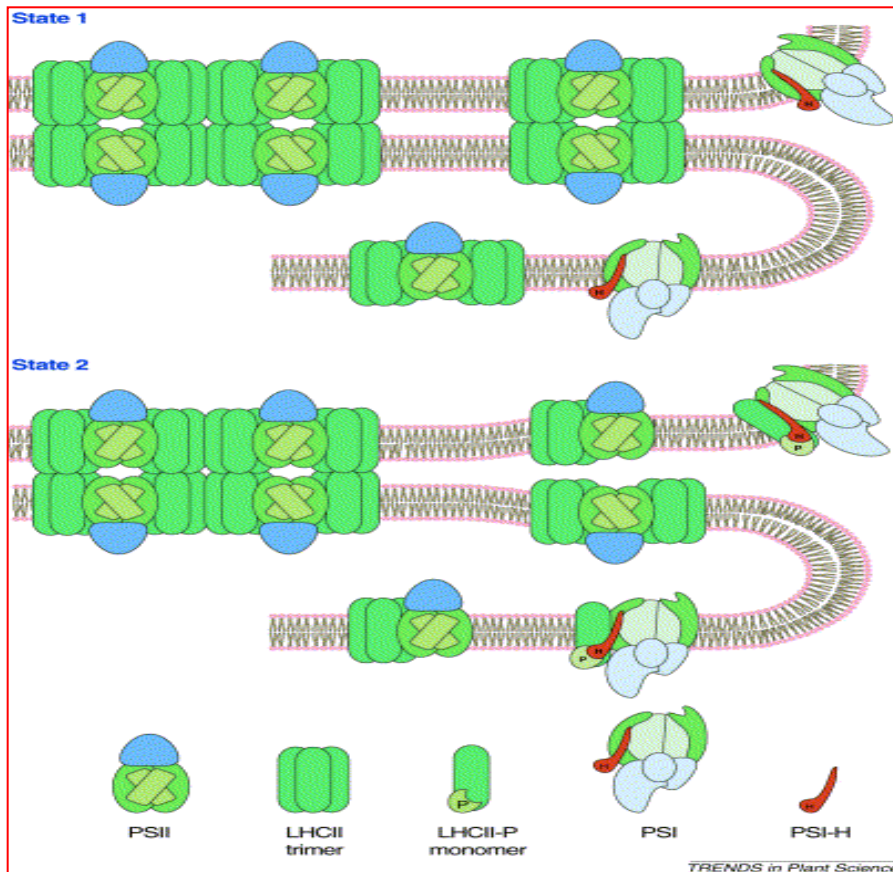
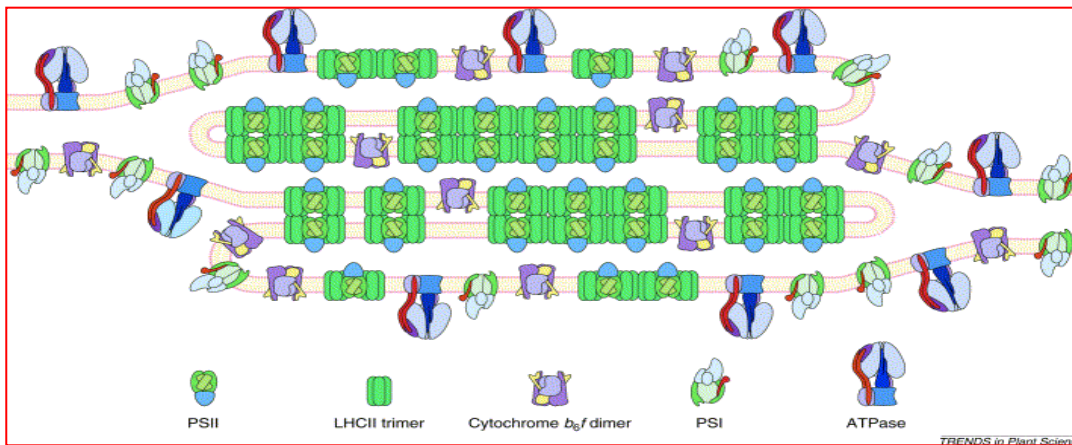
## ➤ Ρυθμιστικοί μηχανισμοί διοχέτευσης ενέργειας από το LHC II στο PS I και PS II (“tri-partite” μοντέλο - state 1 → state 2)

Κατά την έκθεση των φυτών στο φως, το LHC II βρίσκεται σε αποφωσφορυλιωμένη μορφή και μεταφέρει τη δεσμευμένη ενέργεια στο PS II. Η κατάσταση αυτή του φωτοσυνθετικού μηχανισμού, όπου το LHC II δεν είναι φωσφορυλιωμένο και διοχετεύει τη δεσμευμένη ενέργεια στο PS II, ονομάζεται **κατάσταση 1 (state 1)**. Το PS II λαμβάνοντας την ενέργεια από το LHC II, μέσω της φωτοσυνθετικής αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων, ανάγει τη δεξαμενή πλαστοκινόνης PQ, που αποτελεί τον περιοριστικό χρονικά παράγοντα της φωτοσυνθετικής αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων. Η αναγωγή όλων των μορίων της δεξαμενής της πλαστοκινόνης (PQ) αποτελεί σήμα για την ενεργοποίηση μιας πλαστιδιακής κινάσης, που φωσφορυλιώνει το LHC II. Η εν λόγω φωσφοκινάση, ενεργοποιείται από ATP, μαγνήσιο και πλαστοκινόνη (PQ) σε ανηγμένη μορφή και το φωσφορυλιωμένο LHC II μεταφέρει την ενέργεια της επιλεκτικά στο PS I. Η κατάσταση αυτή ονομάζεται **κατάσταση 2 (state 2)**. Κατά τη μεταφορά αυτή, η δεξαμενή πλαστοκινόνης PQ οξειδώνεται. Η οξειδωμένη PQ επάγει με τη σειρά της μία φωσφατάση, η οποία καταλύει την αποφωσφορυλίωση του LHC II, που σε αυτή την μορφή μεταφέρει ενέργεια μόνο στο PS II. Φωτισμός με ακτινοβολία 700nm ή προσθήκη ιόντων μαγνησίου διευκολύνουν την διοχέτευση της δεσμευμένης από το LHC II ενέργειας στο PS II (state1). Φωτισμός με 650nm ή μείωση της συγκέντρωσης των ιόντων μαγνησίου διευκολύνουν την διοχέτευση της δεσμευμένης από το LHC II ενέργειας στο PS I (state2).



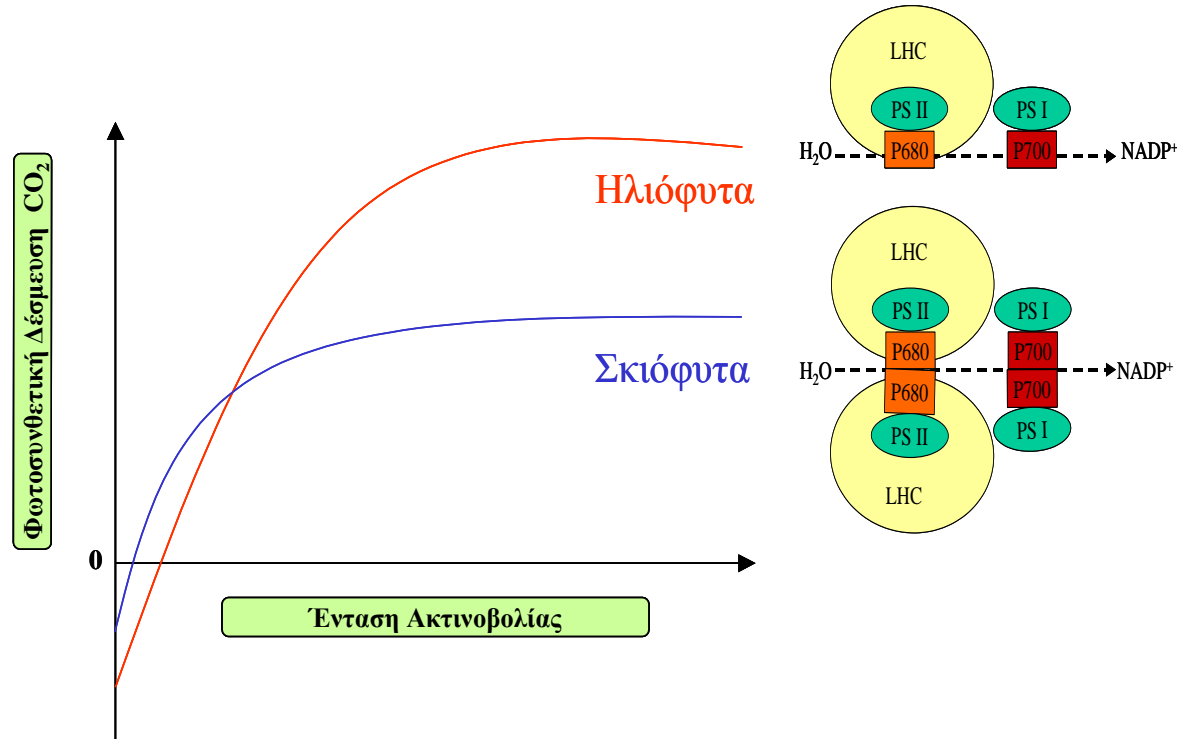
Μοριακή αναδιαμόρφωση των φωτοσυνθετικών υποσυμπλόκων που ελέγχουν την ροή ενέργειας στο φωτοσυνθετικό μηχανισμό κατά την μετάβαση των καταστάσεων **state 1** → **state 2**





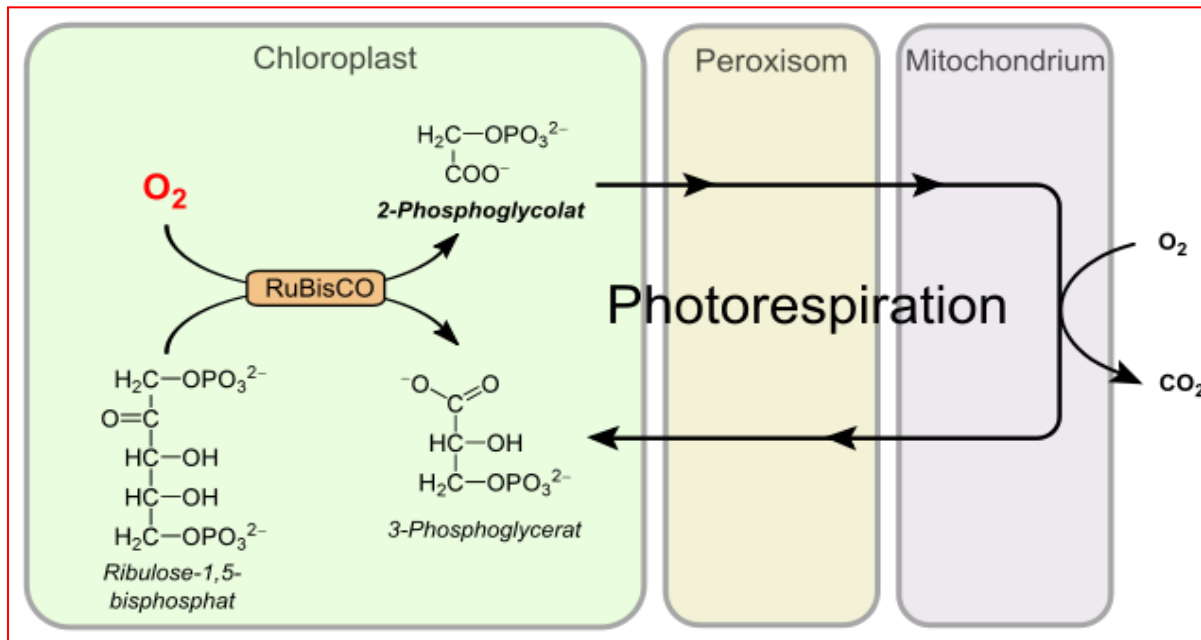
## ➤ Φωτοπροσαρμογή του φωτοσυνθετικού μηχανισμού

Τα φύλλα φυτών που αναπτύσσονται σε υψηλής έντασης φωτισμό, σε σχέση με αντίστοιχα που αναπτύχθηκαν σε χαμηλής έντασης φωτισμό, παρουσιάζουν μεγαλύτερο πάχος. Αυτό οφείλεται στην αύξηση του δρυφακτοειδούς παρεγχύματος (αύξηση του μεγέθους των κυττάρων αλλά και του αριθμού των κυτταρικών στοιβάδων). Οι χλωροπλάστες των φυτών υψηλής φωτονιακής έντασης είναι λιγότεροι και με λιγότερα grana, ενώ ο φωτοσυνθετικός τους μηχανισμός φέρει μικρότερες φωτοσυνθετικές κεραίες (LHC II), μεγαλύτερο αριθμό αλυσίδων φωτοσυνθετικής μεταφοράς ηλεκτρονίων και περίπου τον ίδιο αριθμό φωτοσυνθετικών κέντρων αντίδρασης (PS I και PS II) σε σχέση με τα αντίστοιχα φυτών, που αναπτύχθηκαν σε συνθήκες χαμηλής έντασης φωτισμού. Οι παραπάνω αλλαγές/διαφοροποιήσεις του φωτοσυνθετικού μηχανισμού προδίδουν μια διαφορετική δομή αλλά και λειτουργία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού σε συσχέτιση με την ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας. Ο προσαρμοσμένος σε χαμηλής έντασης φωτισμό φωτοσυνθετικός μηχανισμός για λόγους "οικονομίας" χρησιμοποιεί μία αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων για περισσότερα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης.



## ➤ Φωτοαναπνοή

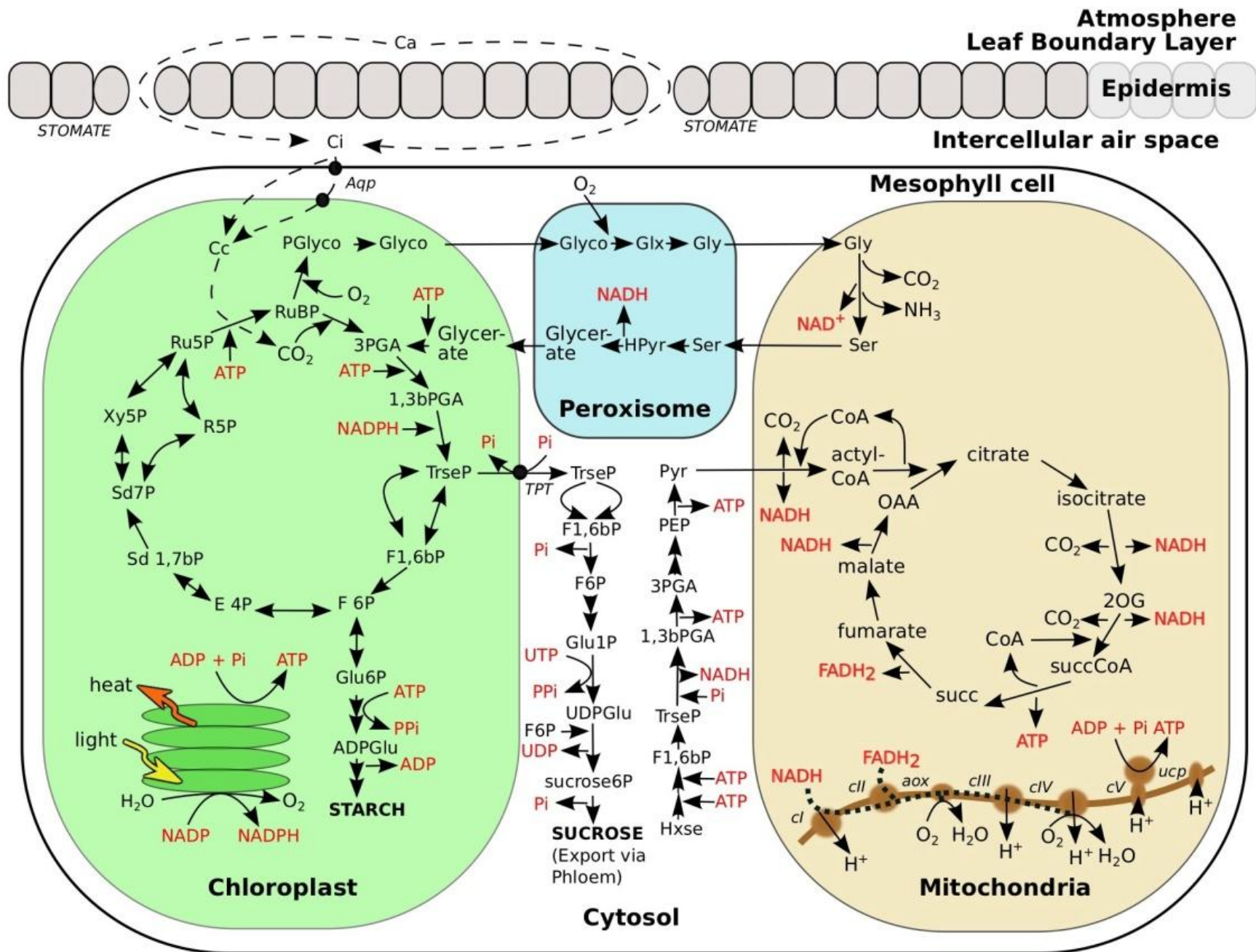
Σε συνθήκες υψηλού φωτισμού, η μεγάλη φωτοσυνθετική δραστηριότητα αυξάνει σημαντικά το επίπεδο του οξυγόνου στο μικροπεριβάλλον του χλωροπλάστη, με αποτέλεσμα το κύριο ένζυμο του κύκλου του Calvin, **Rubisco** να μην λειτουργεί ως καρβοξυλάση, αλλά ως **οξυγενάση** μέχρι να μειωθεί η σχέση  $O_2/CO_2$ . Με τη δέσμευση  $O_2$  αντί  $CO_2$ , ξεκινά μία βιοχημική διαδικασία στην οποία συμμετέχει εκτός του χλωροπλάστη τα υπεροξεισώματα και το μιτοχόνδριο. Στόχος της όλης διαδικασίας είναι η μείωση του οξυγόνου και η αύξηση του  $CO_2$  στον χλωροπλάστη, μειώνοντας με αυτό τον τρόπο τον κίνδυνο να μεταφερθεί ενέργεια στο οξυγόνο και να έχουμε τον σχηματισμό τοξικών ριζών οξυγόνου. Το τίμημα της όλης διαδικασίας είναι ο περιορισμός της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας σε υψηλές εντάσεις φωτισμού.



[http://www.biologie-seite.de/bioWiki\\_120/index.php?title=Datei:Photorespiration\\_allgemein.svg&page=1](http://www.biologie-seite.de/bioWiki_120/index.php?title=Datei:Photorespiration_allgemein.svg&page=1)

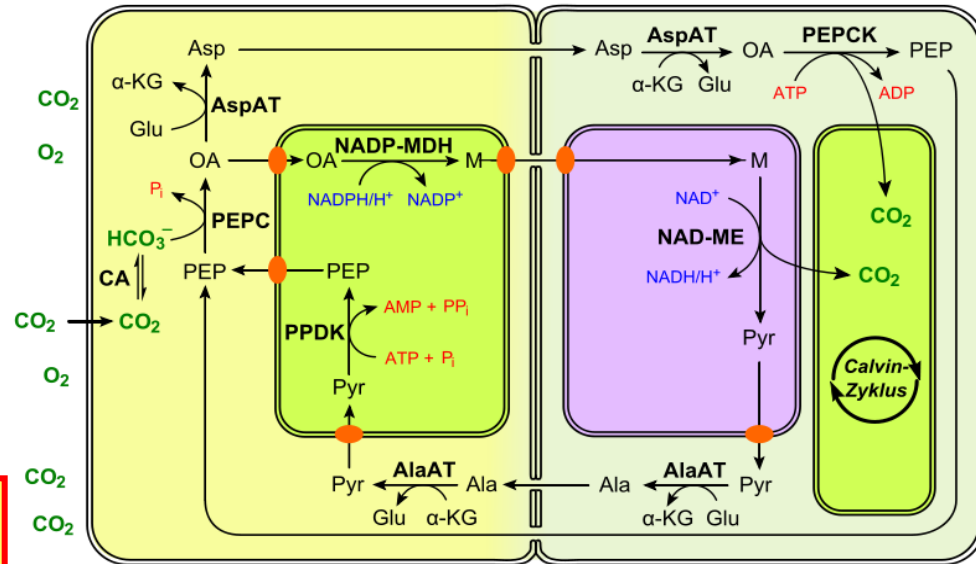
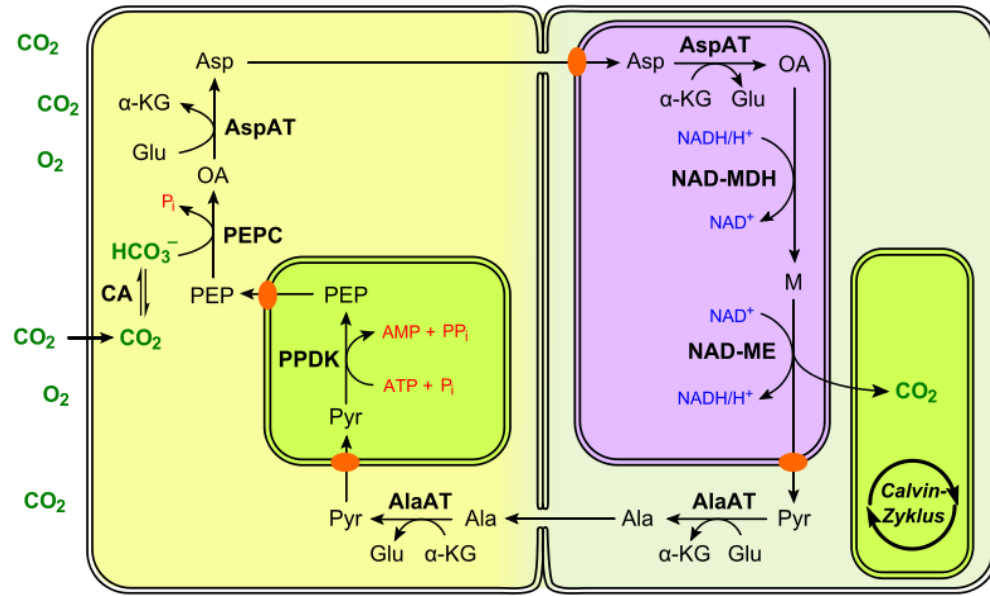
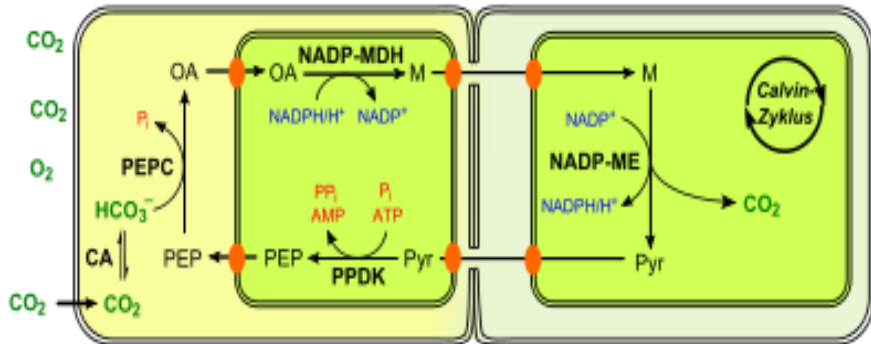
Video – Photorespiration: <http://www.khanacademy.org/science/biology/photosynthesis/v/photorespiration>





# C4-φυτά

Τα C4-φυτά που ευδοκιμούν σε περιβάλλοντα με υψηλής έντασης φωτισμό, διαχώρισαν χωροταξικά την δέσμευση CO<sub>2</sub> (κύτταρα μεσοφύλλου με το ένζυμο καρβοξυλάση του πυροσταφυλικού - PEPCase) από την μετατροπή του σε οργανικό άνθρακα (κύτταρα περιδεσμικού κολεού). Με αυτό τον τρόπο η σχέση O<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub> παραμένει χαμηλή με αποτέλεσμα να μην ενεργοποιείται η φωτοαναπνοή και ως εκ τούτου να έχουμε υψηλή φωτοσυνθετική δραστηριότητα και παραγωγή σε υψηλές εντάσεις φωτισμού.

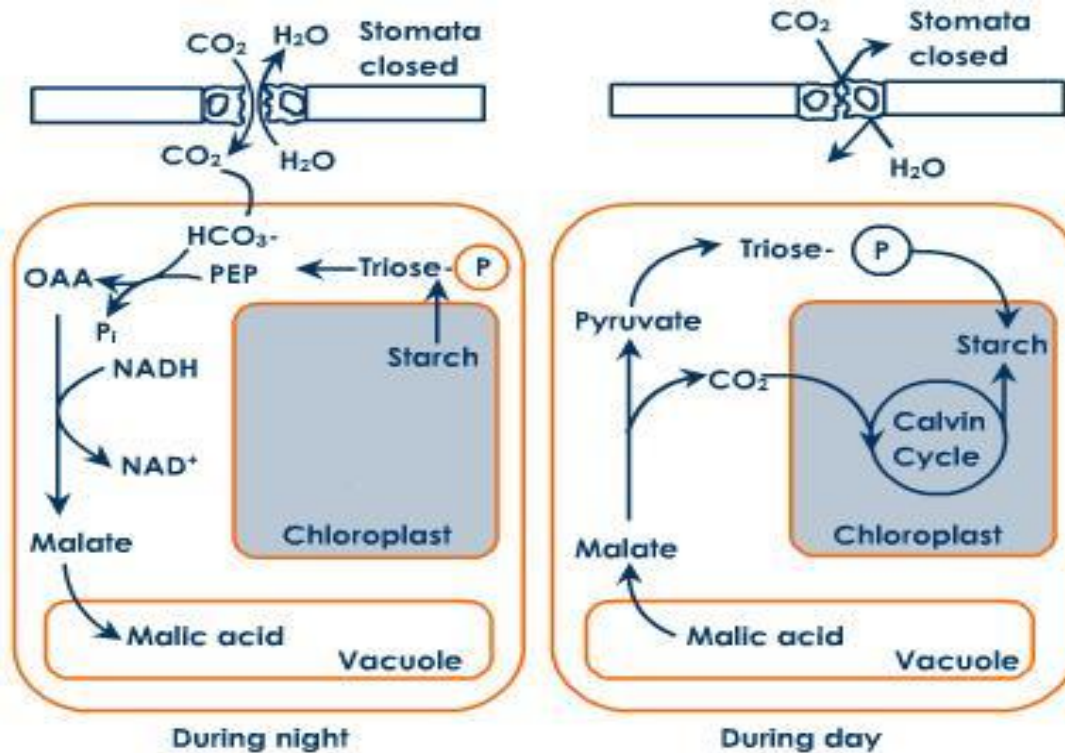


Video – C4 Photosynthesis:

<http://www.khanacademy.org/science/biology/photosynthesis/v/c-4-photosynthesis>

# CAM-φυτά

Τα CAM-φυτά που ευδοκούν σε περιβάλλοντα με υψηλή θερμοκρασία και ένταση φωτισμού, διαχώρισαν χρονικά την δέσμευση  $\text{CO}_2$  (στη διάρκεια της νύκτας) από την μετατροπή του σε οργανικό άνθρακα (διάρκεια της ημέρας). Σε αντίθεση με τα υπόλοιπα φυτά τα στόματα ανοίγουν την νύκτα και δεσμεύουν  $\text{CO}_2$  με το ένζυμο της PEPCase και το αποθηκεύουν υπό την μορφή μηλικού οξέος στο χυμοτόπιο. Την ημέρα κλείνουν τα στόματα και ενεργοποιείται η αποκαρβοξυλίωση του μηλικού οξέος (αύξηση  $\text{CO}_2$ ). Με αυτό τον τρόπο η σχέση  $\text{O}_2/\text{CO}_2$  παραμένει χαμηλή, με αποτέλεσμα να μην ενεργοποιείται η φωτοαναπνοή σε υψηλές εντάσεις φωτισμού.

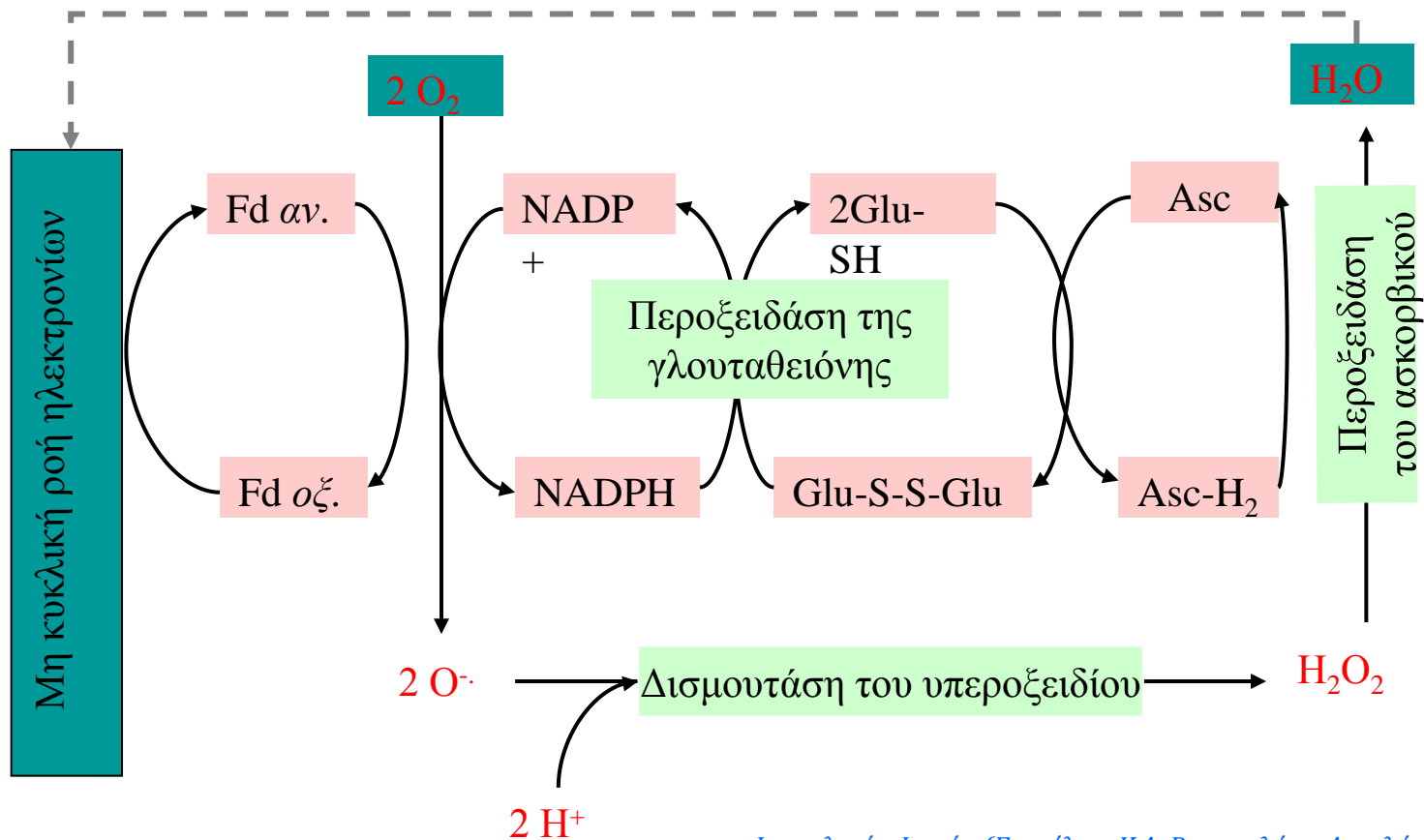


<http://www.tutorvista.com/content/biology/biology-iv/photosynthesis/carbon-pathway.php>

Video - CAM plants: <http://www.khanacademy.org/science/biology/photosynthesis/v/cam-plants>

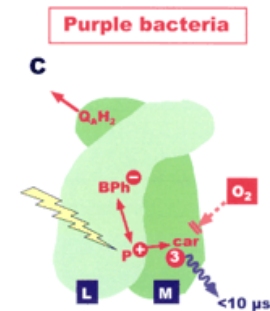
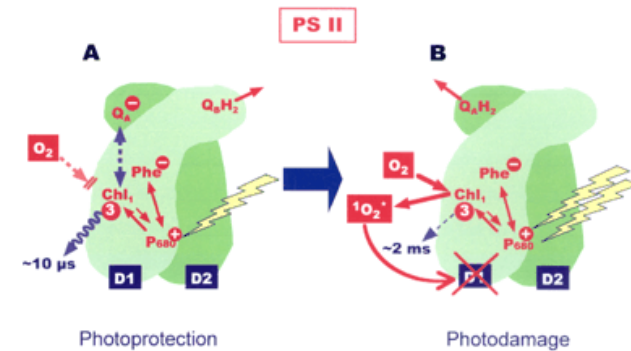
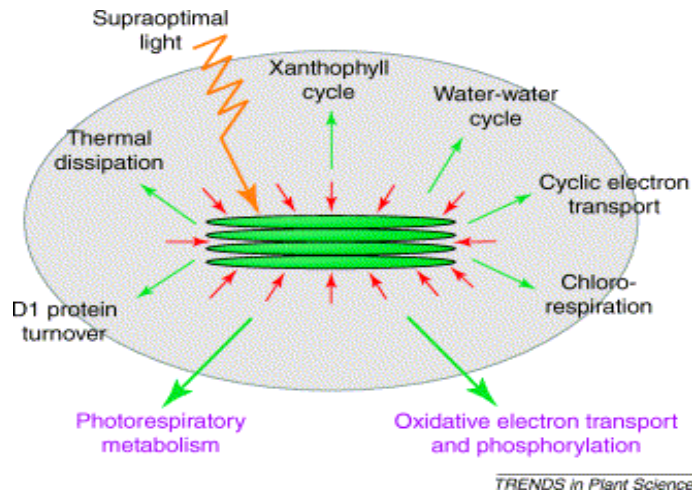
## ➤ Ψευδοκυκλική ροή ηλεκτρονίων (αντίδραση Mehler)

Η ψευδοκυκλική ροή ηλεκτρονίων έχει πολλές ομοιότητες με τη μη κυκλική ροή ηλεκτρονίων. Η ροή ηλεκτρονίων από την φωτόλυση του νερού μέχρι την αναγωγή της φερρεδοξίνης και στις δύο διαδικασίες είναι ίδιες. Στην ψευδοκυκλική, η ανηγμένη φερρεδοξίνη δεν ανάγει το  $\text{NADP}^+$  αλλά το  $\text{O}_2$ , με αποτέλεσμα τον ελεγχόμενο σχηματισμό ενεργών ριζών οξυγόνου ( $\text{O}_2^{\cdot-}$ ), που μέσω του ενζύμου **δισμουτάση του υπεροξειδίου (SOD)** μετατρέπονται στο επίσης τοξικό για τα κύτταρα  $\text{H}_2\text{O}_2$ . Το εν λόγω μόριο μετατρέπεται, μέσω του συνδυασμού δύο ενζύμων της **περοξειδάσης της γλουταθειόνης** και της **περοξειδάσης του ασκορβικού** με την χρήση  $\text{NADPH}$ , σε νερό. Η ψευδοκυκλική ροή ηλεκτρονίων λειτουργεί μόνο σε συνθήκες, όπου στο περιβάλλον του φωτοσυνθετικού μηχανισμού υπάρχει μεγάλη συγκέντρωση οξυγόνου και ως εκ τούτου αυξημένος κίνδυνος ανεξέλεγκτης μεταφοράς ενέργειας σε αυτό.



## ➤ Φωτοαναστολή

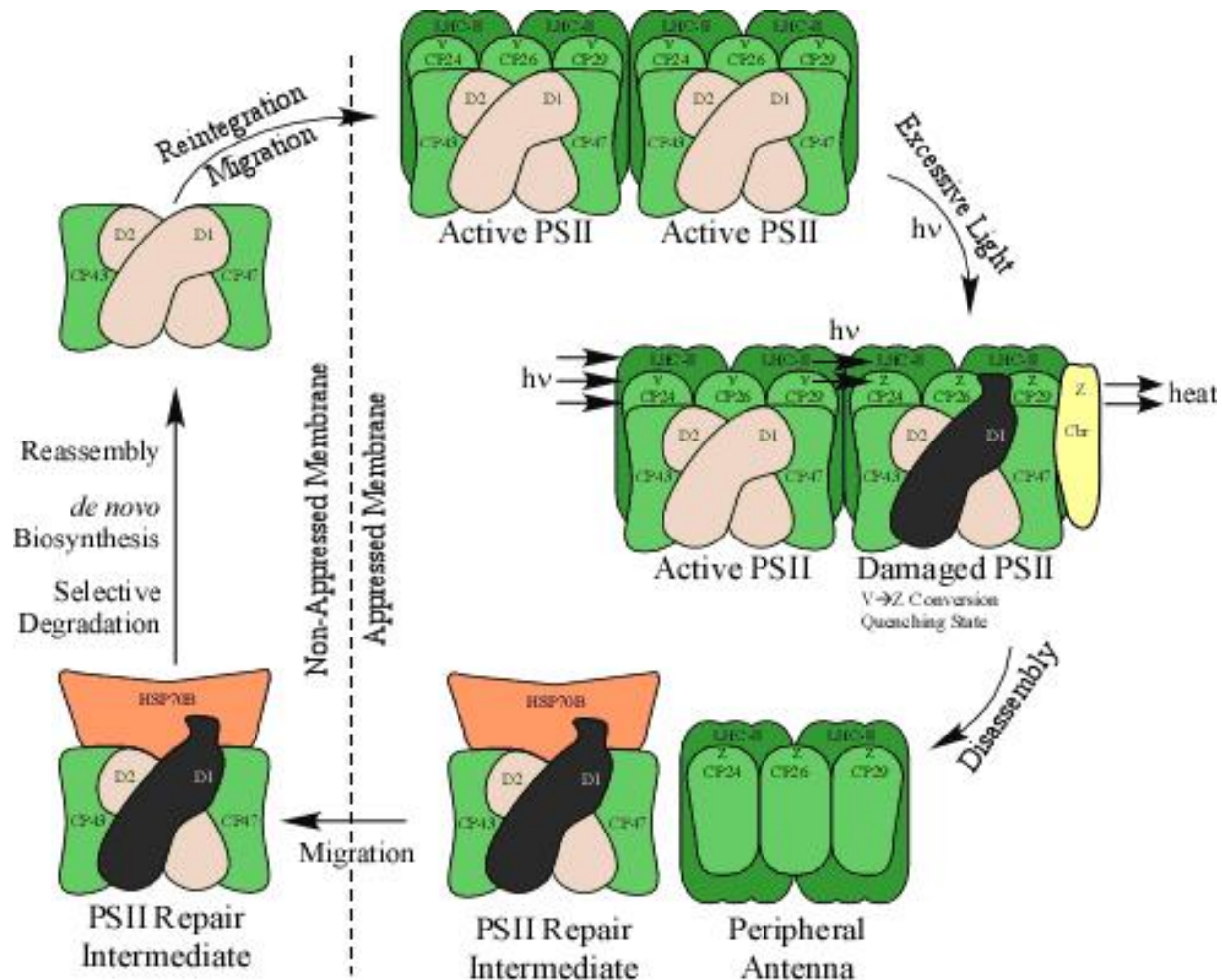
Η φωτοαναστολή είναι μια φυσιολογική διαδικασία προστασίας του φωτοσυνθετικού μηχανισμού από πολύ υψηλές εντάσεις φωτισμού για μικρό σχετικά χρονικό διάστημα. Η προστασία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού γίνεται σε βάρος της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, μειώνοντας με αυτό τον τρόπο την πιθανότητα διοχέτευσης της περίσσειας ενέργειας στο  $O_2$  και το σχηματισμό  $^1O_2$ .



Τα φυτά έχουν αναπτύξει μηχανισμούς προστασίας και επιδιόρθωσης του φωτοσυνθετικού μηχανισμού κατά την Φωτοαναστολή:

✓ Τα δύο μόρια β-καροτενίου τα οποία υπάρχουν στο κέντρο αντίδρασης αποσβένουν την τριπλή κατάσταση της χλωροφύλλης και αποφεύγεται η παραγωγή ενεργών ριζών οξυγόνου.

✓ Αποδόμηση και σύνθεση της πρωτεΐνης D1. Μετά την αποδόμηση της, η πρωτεΐνη D1 συντίθεται πολύ γρήγορα. Κάτω από συνήθειες συνθήκες φωτισμού, ο ρυθμός της σύνθεσης της D1 “εξισορροπεί” την αποδόμηση της, με αποτέλεσμα να μην παρατηρούνται σημάδια φωτοαναστολής στο φωτοσυνθετικό ένζυμο.



✓ Ένας από τους κύριους φωτοπροστατευτικούς μηχανισμούς, οι οποίοι διευκολύνουν την “απόσβεση” της επιπλέον ενέργειας μέσα στο σύμπλοκο συλλογής φωτός LHC II, είναι ο κύκλος των ξανθοφυλλών. Σε συνθήκες έντονου φωτισμού, η βιολαξανθίνη της φωτοσυνθετικής κεραίας μετατρέπεται σε ζεαξανθίνη (αντιστροφή του βιοσυνθετικού μονοπατιού ζεαξανθίνη→ανθεραξανθίνη→βιολαξανθίνη) με αποτέλεσμα να αποσβένεται αποτελεσματικότερα η περίσσεια ενέργεια και να μειώνεται η πίεση διέγερσης του Φωτοσυστήματος II.

