



ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ  
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

# Φωτοσύνθεση (ΒΙΟΛ-440)

## 7<sup>η</sup> Ενότητα

Φωτοσυνθετική διαχείριση της  
ενέργειας- qP & NPQ

**Κοτζαμπάσης 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/>

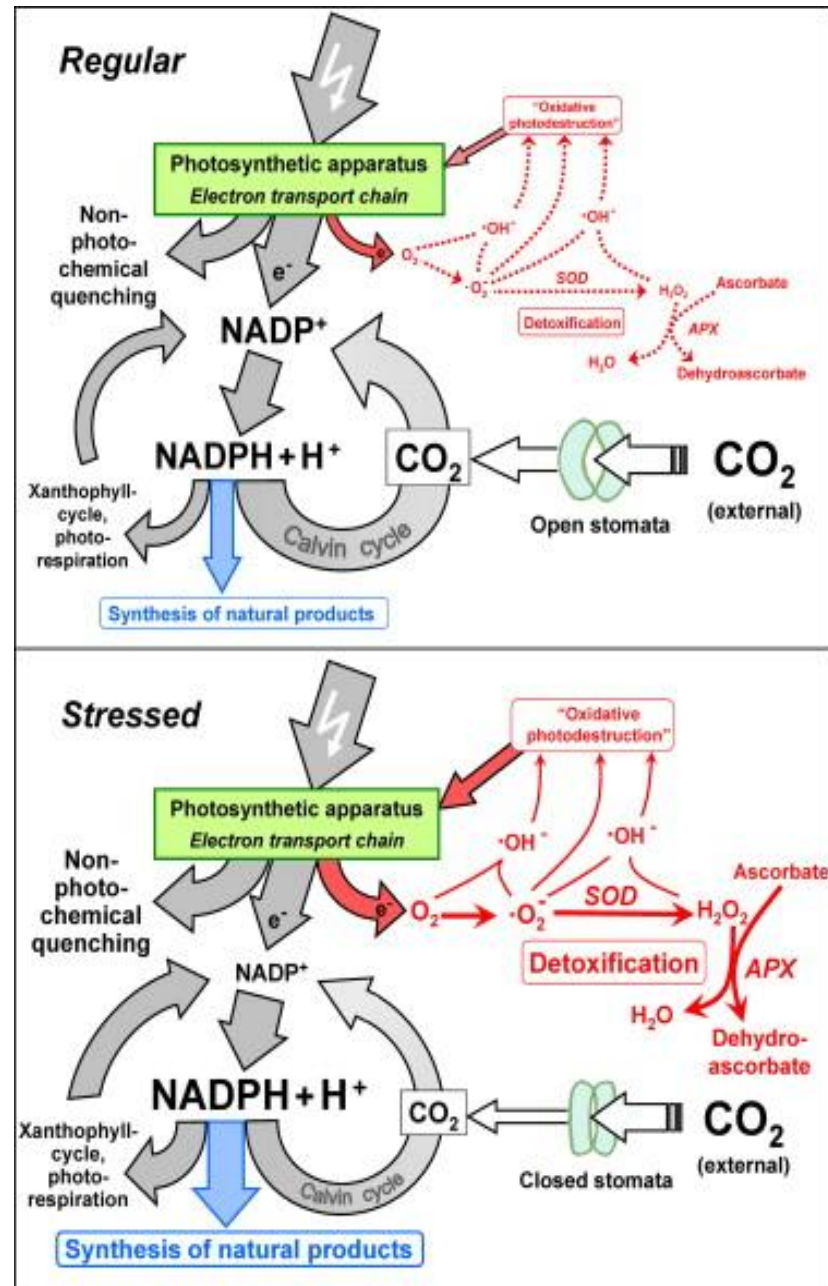
- Ως **Μη Εμπορική** ορίζεται η χρήση:
  - που δεν περιλαμβάνει άμεσο ή έμμεσο οικονομικό όφελος από την χρήση του έργου, για το διανομέα του έργου και αδειοδόχο
  - που δεν περιλαμβάνει οικονομική συναλλαγή ως προϋπόθεση για τη χρήση ή πρόσβαση στο έργο
  - που δεν προσπορίζει στο διανομέα του έργου 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.

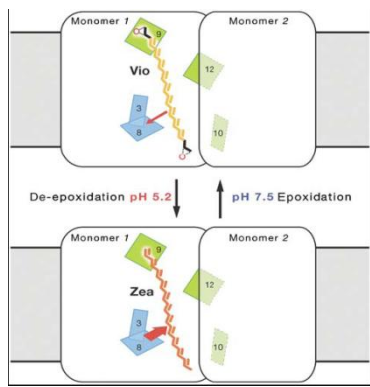
Η σημασία της φωτοσύνθεσης στη διατήρηση της ζωής στον πλανήτη ως ο μοναδικός ενδιάμεσος στη βιοχημική αξιοποίηση της ηλιακής ενέργειας στην βιόσφαιρα είναι γνωστός εδώ και πάρα πολλά χρόνια. Οι εξελίξεις ιδίως των τελευταίων 30 χρόνων στον τομέα αυτό είναι ραγδαίες και καθοριστικές, αποκαλύπτοντας νέες πτυχές της μοριακής, βιοενεργητικής και φυσιολογικής λειτουργίας του Φωτοσυνθετικού Μηχανισμού. Παρόλα ταύτα κεντρικής σημασίας διαδικασίες δεν είναι επαρκώς κατανοητές, όπως η ρύθμιση της λειτουργίας αυτού του μηχανισμού (πιθανόν αποτελεί τον πολυπλοκότερο κυτταρικό μηχανισμό) που μεταβάλλει τη μοριακή δομή και λειτουργία του ανάλογα με τις ανάγκες του κυττάρου και τη διαφοροποίηση του περιβάλλοντος του, αποσκοπώντας στην καλύτερη διαχείριση της ηλιακής ενέργειας και ταυτόχρονα την φωτοπροστασία του. Η δεσμευθείσα φωτονιακή ενέργεια μπορεί να «αποσβεστεί» με δύο τρόπους:

✓ Με την φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων μετατρέπεται σε εκμεταλλεύσιμη χημική ενέργεια (ATP) [**φωτοχημική απόσβεση - qP**]

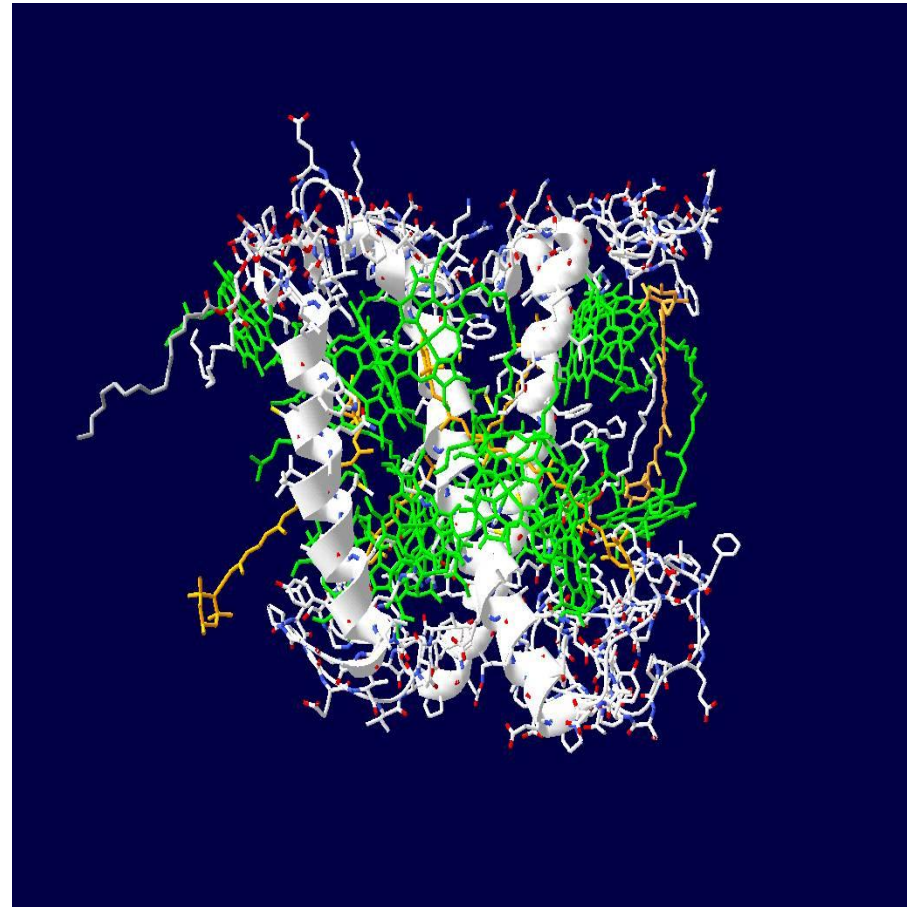
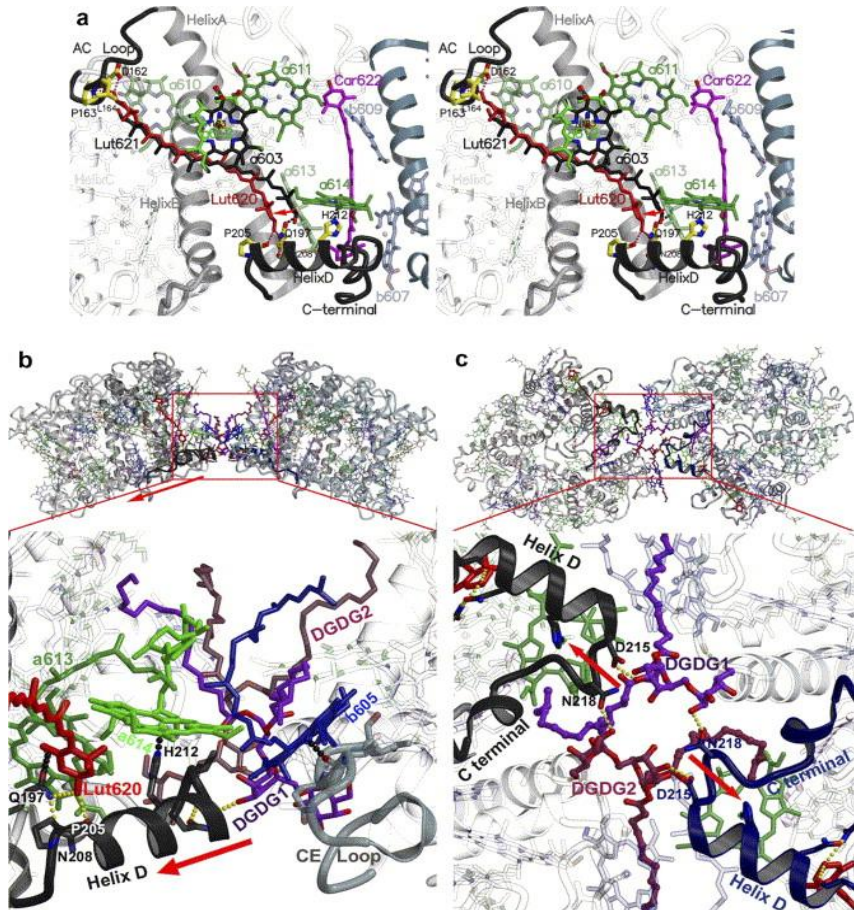
✓ Με την μη φωτοχημική της διάχυση ως θερμότητα ή φθορισμό [**μη φωτοχημική απόσβεση - NPQ**] αποσκοπώντας στην προστασία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού.

Οι δύο αυτές διαδικασίες ενεργειακής απόσβεσης, παρόλο που μελετούνται ξεχωριστά, *in vivo* λειτουργούν συμπληρωματικά για την καλύτερη δυνατή διαχείριση της ενέργειας σε μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες (συνθήκες καταπόνησης).

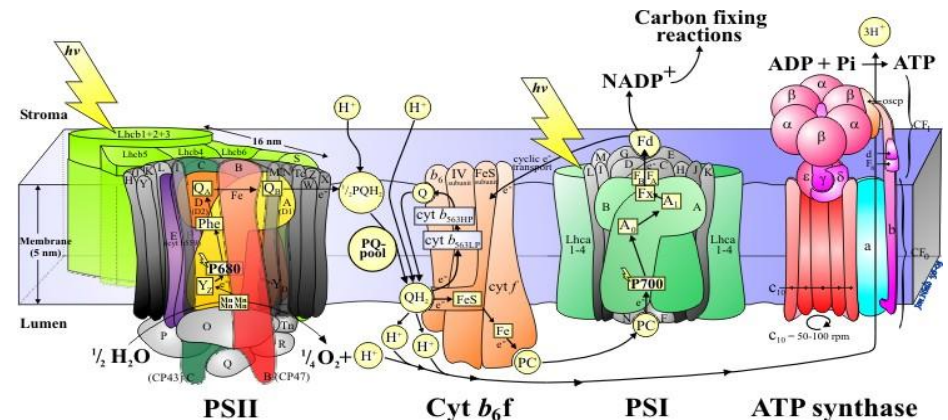
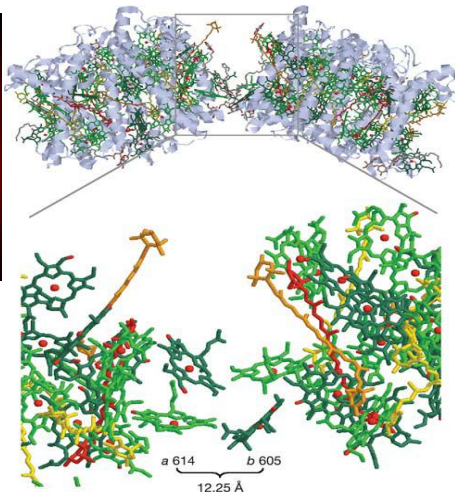




Για την φωτοχημική απόσβεση έχουμε αναφερθεί διεξοδικώς παραπάνω. Η έρευνα τα τελευταία χρόνια επικεντρώνεται στην κατανόηση της **μη φωτοχημικής απόσβεσης** χωρίς να έχει καταλήξει σε αδιαμφισβήτητα αποτελέσματα. Τα μέχρι τώρα αποτελέσματα δείχνουν εμπλοκή του **κύκλου των ξανθοφυλλών** (μετατροπή της βιολαξανθίνης σε ζεαξανθίνη) στο LHCII και πιο πρόσφατα την εμπλοκή **λουτεΐνης** του LHCII, η οποία όταν διεγείρεται παίρνοντας ενέργεια από μία χλωροφύλλη α διαφοροποιεί τη διάπλαση του LHCII επιτρέποντας τη διάχυση της ενέργειας ως θερμότητα.



# ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗ ΤΗΣ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ - qP & NPQ



0,000000000000001



Απορρόφηση φωτονίων από  
χλωροφύλλες  $t: \sim 10^{-15}s$

0,0001 s

Έναρξη της  
φωτοχημικής  
απόσβεσης  $t: \sim 10^{-4}s$

0,1 s

ADP → ATP

1 s

Ολοκλήρωση της  
φωτοχημικής απόσβεσης  
→ μετατροπή της  
φωτονιακής ενέργειας σε  
χημική (ATP)  $t: \sim 1s$

Μη-φωτοχημική απόσβεση (NPQ)

Φωτοχημική απόσβεση (qP)

Τρίπτυχο ενέργειας  
φθορισμός

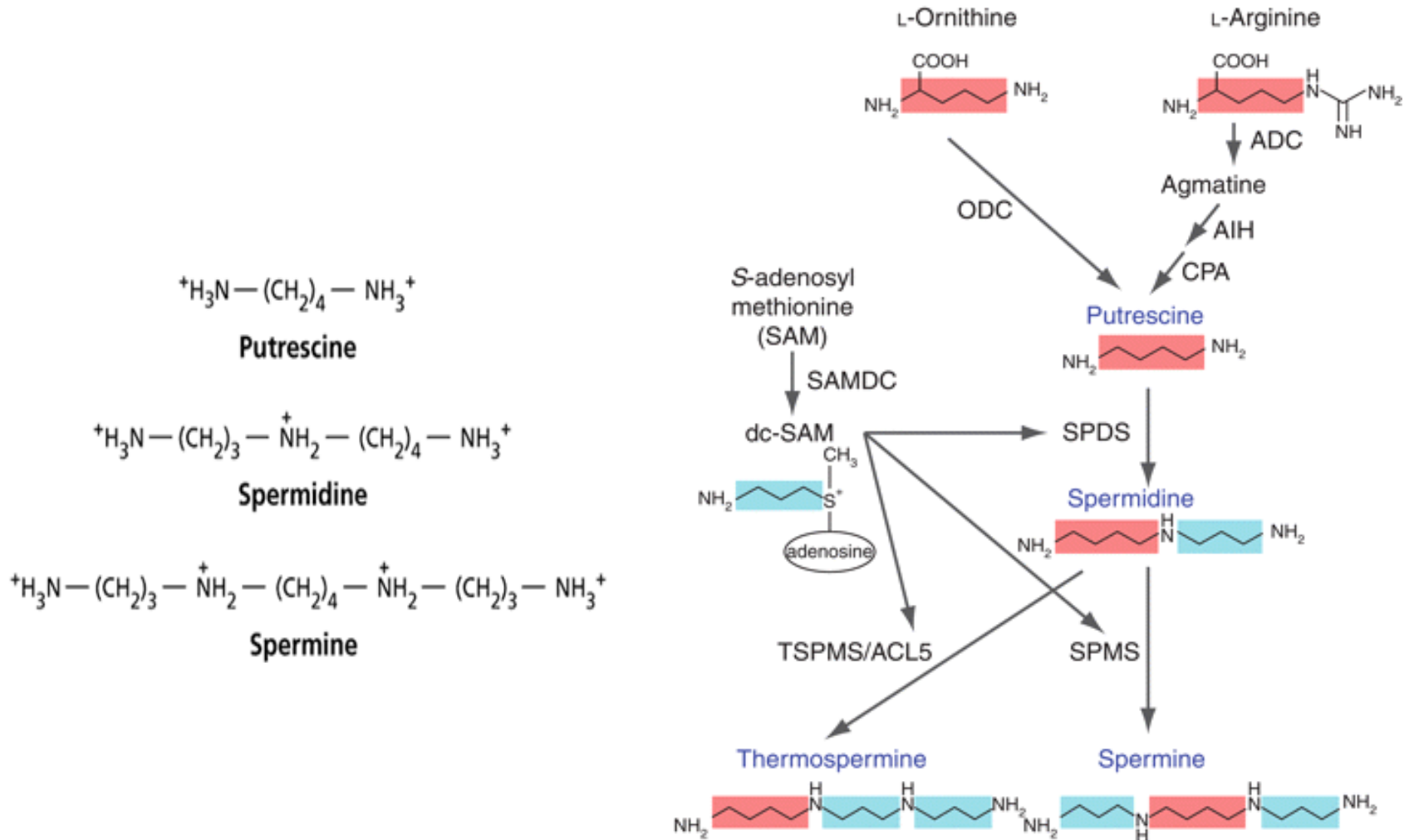
φωτοχημεία

100%

θερμότητα

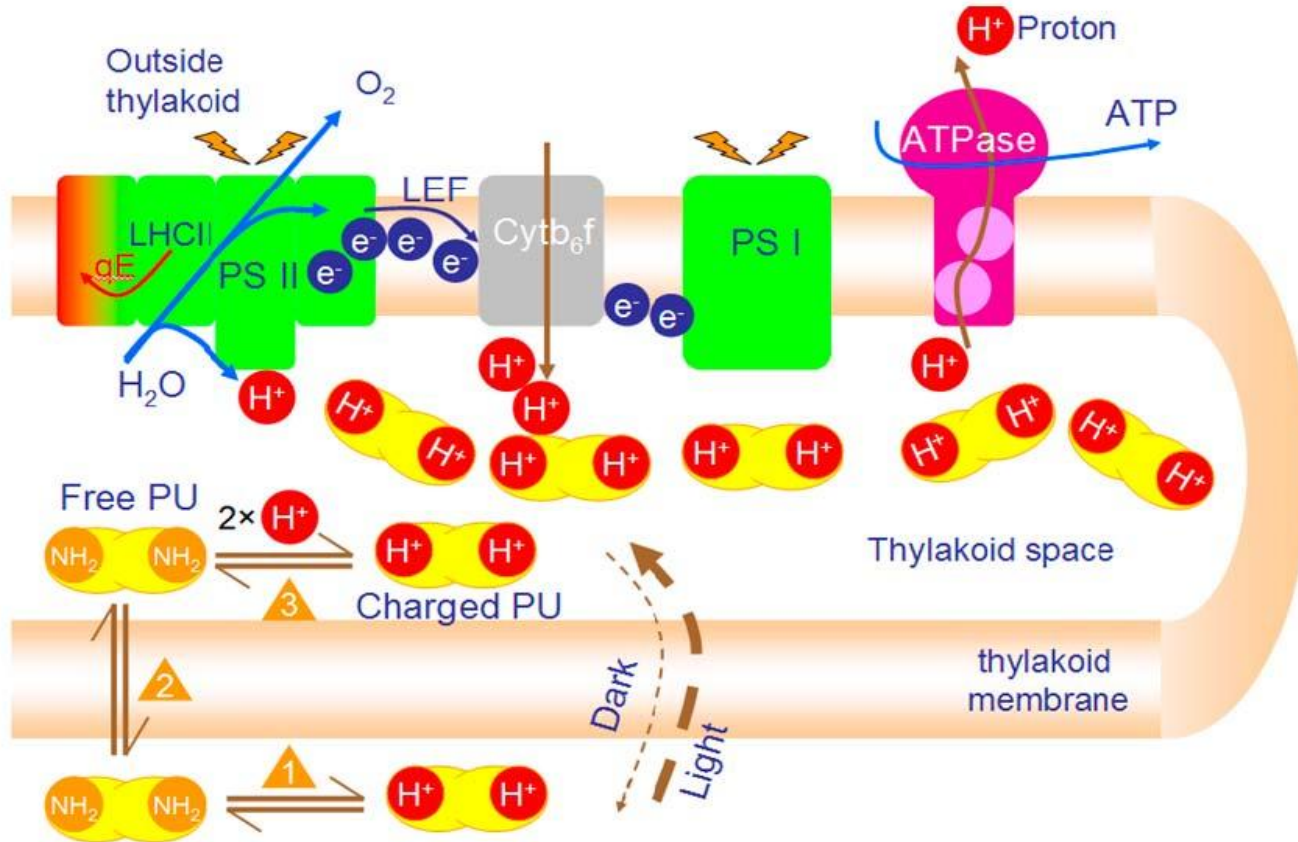
## ➤ Ο ρόλος των πολυαμινών στη διαχείριση της ενέργειας

Οι πολυαμίνες [πουτρεσίνη (Put), σπερμιδίνη (Spd) και σπερμίνη (Spm)] είναι μικρές αλειφατικές αμίνες με απλή δομή, αλλά ακόμη και σήμερα ο ρόλος τους παραμένει άγνωστος. Διαφέρουν μεταξύ τους τόσο στον αριθμό των θετικών φορτίων που εμφανίζουν σε φυσιολογικές ενδοκυτταρικές τιμές pH (τέσσερα στη σπερμίνη, τρία στη σπερμιδίνη και δύο στην πουτρεσίνη), όσο και στο μήκος του μορίου (1.46nm, 1.112nm και 0.65nm αντίστοιχα).

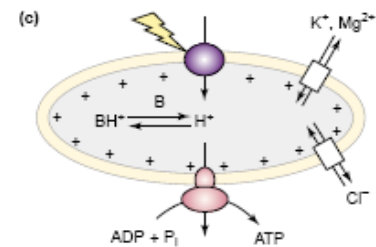
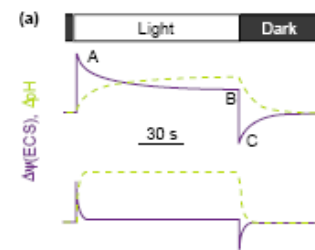
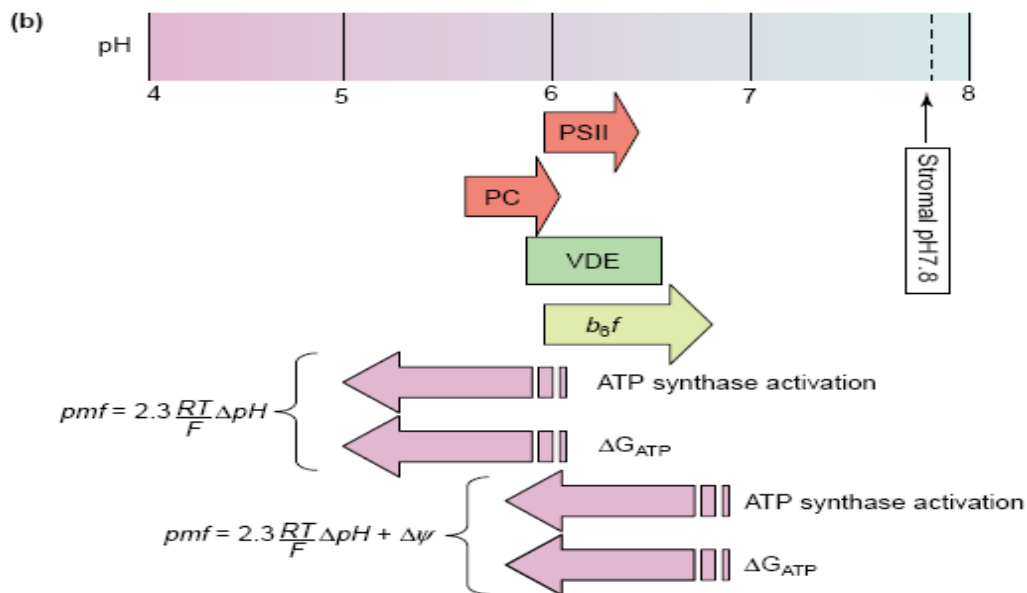
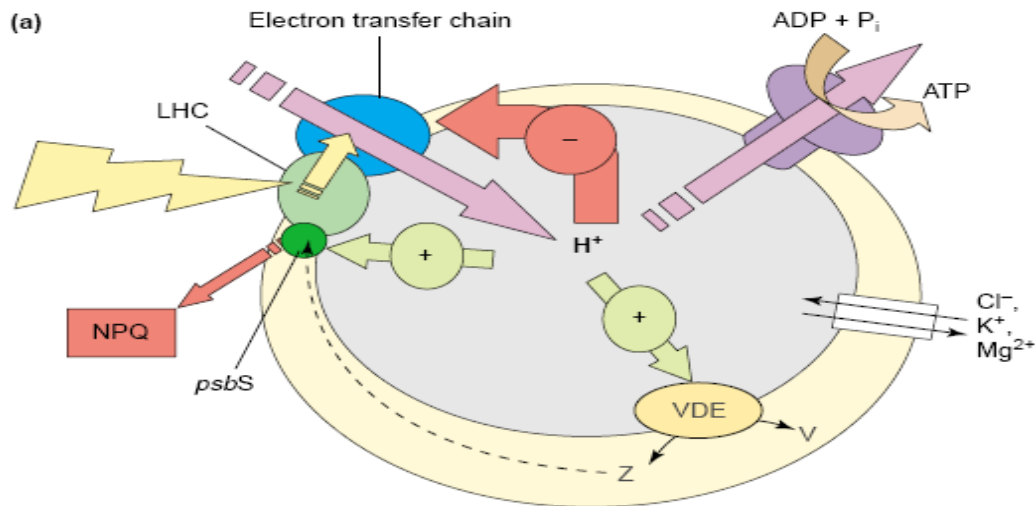


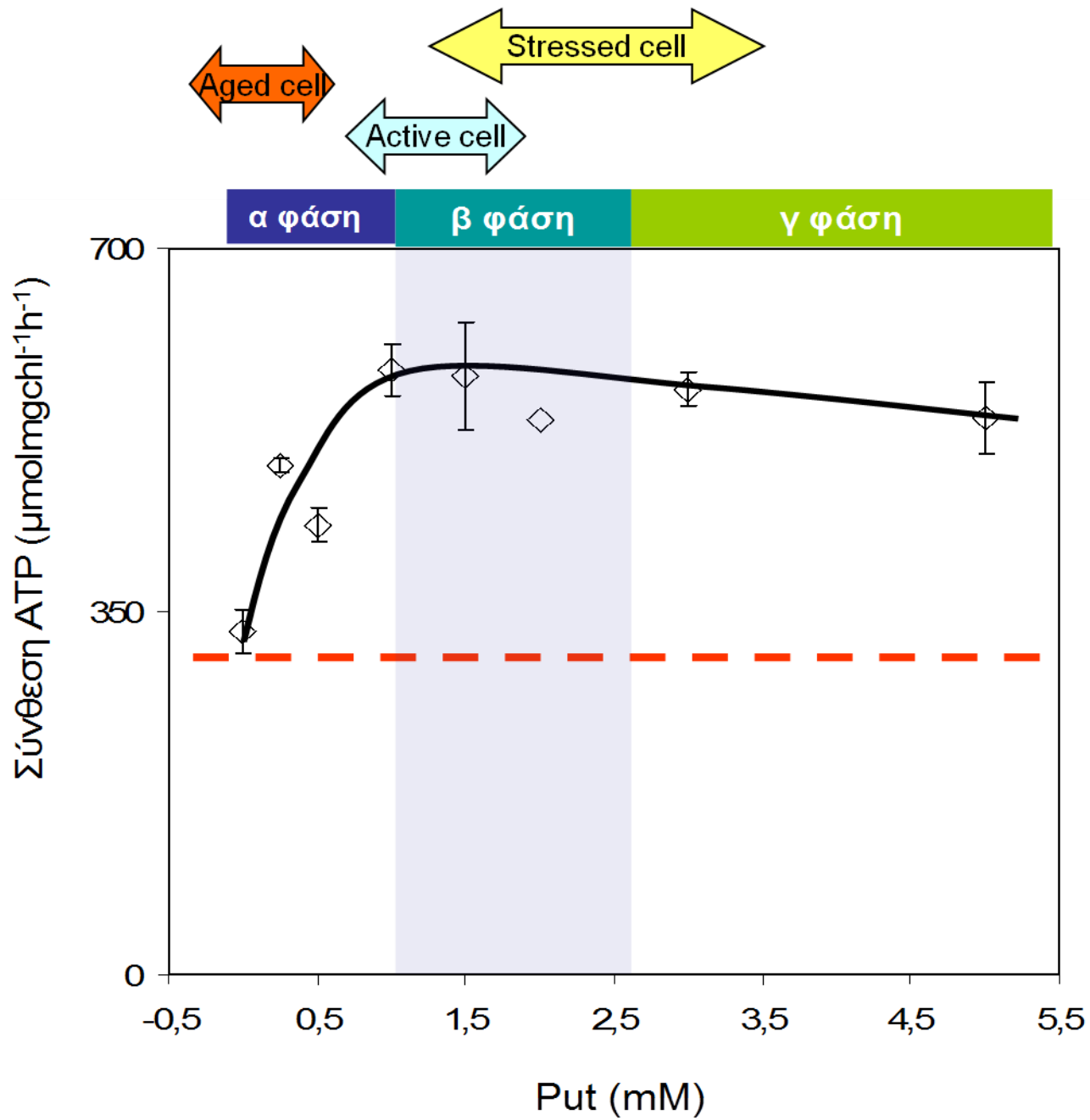
# Έλεγχος της φωτοχημικής απόσβεσης ενέργειας μέσω πουτρεσίνης

Τα τελευταία χρόνια, η διεξοδική μελέτη του μηχανισμού ρύθμισης της φωτοσυνθετικής διαδικασίας από πολυαμίνες έδειξε διακριτούς ρόλους για την πουτρεσίνη (Put) σε σχέση με τις άλλες δύο πολυαμίνες (Spd, Spm), οι οποίοι επιβεβαιώθηκαν από *in vitro* και *in vivo* μελέτες. Πιο αναλυτικά, η αύξηση της **πουτρεσίνης (Put)** προκαλεί αναστολή της ενεργοποίησης της μη-φωτοχημικής απόσβεσης της ενέργειας (NPQ) και ταυτόχρονα παράταση του χρόνου αποφόρτισης της θυλακοειδούς μεμβράνης. Αυτό συνδέεται άμεσα με τις βιοχημικές ιδιότητες της Put αλλά και την επαγωγή της **φωτοχημικής απόσβεσης της ενέργειας** και της φωτοφωσφορυλίωσης. Η ικανότητα της πουτρεσίνης να αυξάνει τη **χημειωσμοτική σύνθεση ATP (έως 70% ρυθμίζοντας τα ΔpH και Δψ του μικροχώρου)** προτείνεται ως μια κεντρική αιτία για να ερμηνεύσει κανείς το γιατί η πουτρεσίνη δρα ως παράγοντας αύξησης των κυττάρων αλλά και γιατί αυξάνεται η σχέση Put/Spm σε συνθήκες καταπόνησης (διαδικασίες με υψηλό ενεργειακό κόστος).



Ζητείται ένας παράγοντας (στο σχήμα «B») που σε υψηλή φωτοσυνθετική δραστηριότητα να εισέρχεται στον μικροχώρο και να αυξάνει το  $\Delta\psi$  σε βάρος του  $\Delta pH$  του μικροχώρου, επιτρέποντας σε αυτές τις συνθήκες την λειτουργία των φωτοσυνθετικών συμπλόκων και την αύξηση της χημειωσμητικής παραγωγής ATP. Τον ρόλο αυτού του παράγοντα φαίνεται να παίζει η πουτρεσίνη (βλέπε παραπάνω διαφάνεια).







## Έλεγχος της μη φωτοχημικής απόσβεσης ενέργειας (NPQ) μέσω σπερμιδίνης και σπερμίνης

Αντίθετα με την Put, οι πολυαμίνες **Spd** και **Spm** επάγουν τη **μη-φωτοχημική απόσβεσης της ενέργειας (NPQ)** εις βάρος της φωτοχημικής απόσβεσης ενεργοποιώντας τους μηχανισμούς φωτοπροστασίας ακόμη και σε χαμηλής ένταση φωτισμό.

Ο μοριακός/βιοχημικός μηχανισμός δράσης των πολυαμινών Spd και Spm φαίνεται να είναι πολύπλοκος και πολυεπίπεδος. Τουλάχιστον 3 επίπεδα δράσης έχουν αποκαλυφθεί με τις μέχρι τώρα έρευνες :

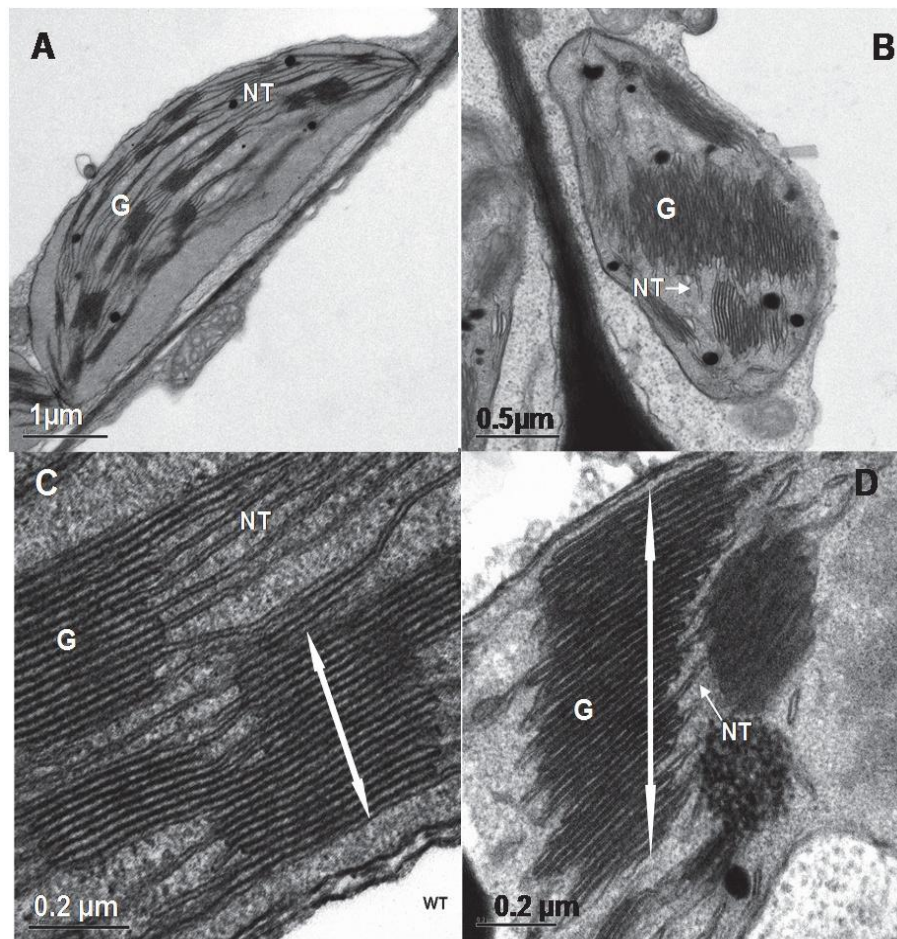
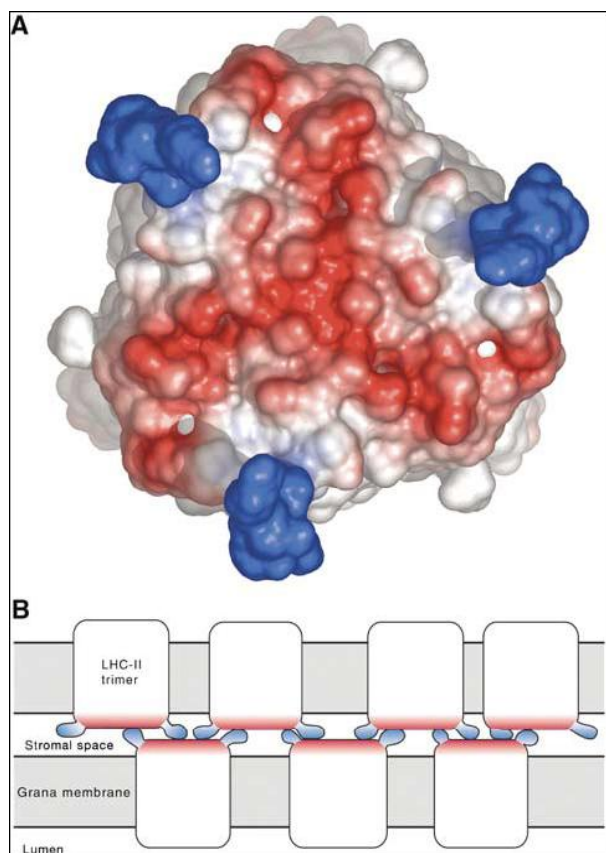
✓ Στο επίπεδο της αρχιτεκτονικής των μεμβρανών φαίνεται ότι μπορεί να οφείλεται έως και το 50% του συνολικού NPQ. Με δεδομένο ότι οι πολυαμίνες μπορούν να αυξήσουν το βαθμό στοίβαξης των θυλακοειδών (grana stacking), ένα σημαντικό μέρος του ολικού NPQ που επάγουν οι πολυαμίνες πιθανότατα έχει προέλευση τη στοίβαξη (<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0041979>).

✓ Σε ένα δεύτερο επίπεδο οι πολυαμίνες είναι δυνατόν να αλλάζουν τη στερεοδιαμόρφωση και αρχιτεκτονική της φωτοσυλλεκτικής κεραίας του PSII. Σύμφωνα με *in vitro* μελέτες σε απομονωμένο LHCII η Spm μπορεί να αποσβέσει έως 40% του φθορισμού της χλωροφύλλης a λόγω του **ολιγομερισμού των πρωτεϊνών του LHCII** (<http://dx.doi.org/10.1016/j.bbabi.2012.01.007>).

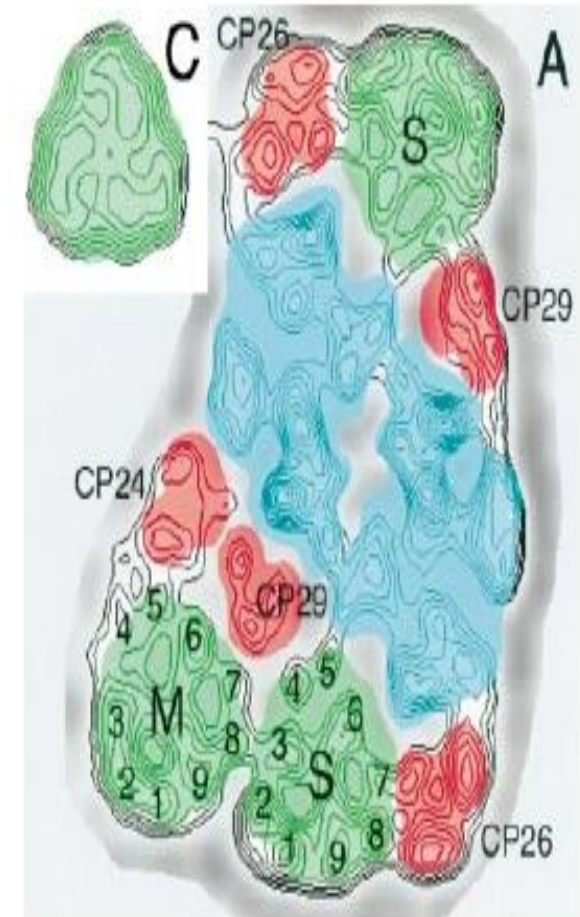
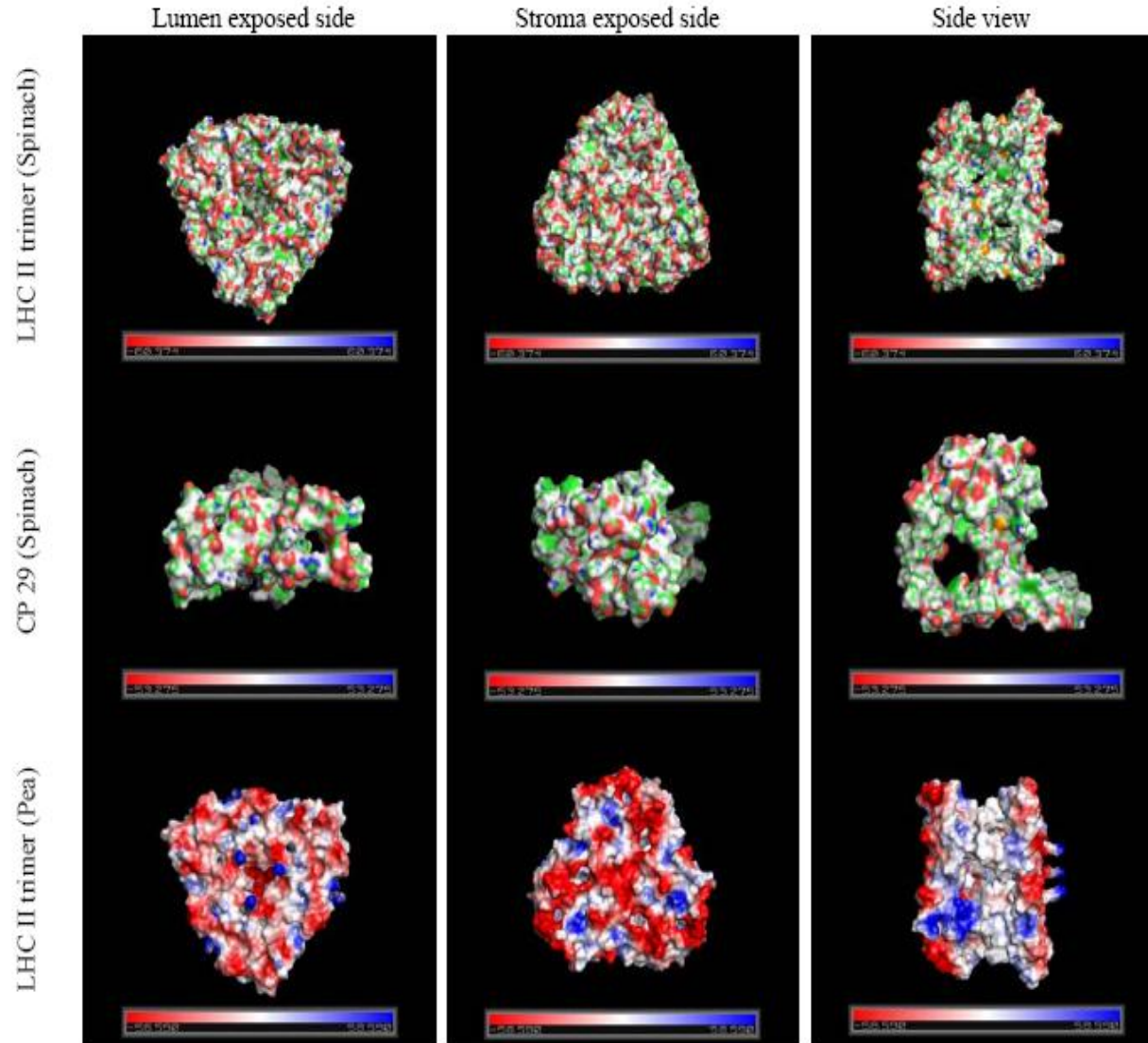
✓.

✓ Ο 6<sup>ος</sup> δεσμός συναρμογής ανάμεσα στο Mg της τετραπυρρόλης της χλωροφύλλης και κάποια ιμινομάδα της πολυαμίνης Spd ή Spm (η Put δεν έχει ιμινομάδες) που φαίνεται να δημιουργείται ανάμεσα στις πολυαμίνες και τις χλωροφύλλες του LHCII αποτελεί τον **μοριακό διακόπτη ενέργειας (NPQ)** σε απομονωμένες χλωροφύλλες. Δημιουργία και διάσπαση του δεσμού φωτονιακής ενέργειας (<http://dx.doi.org/10.1111/j.1751-1097.2011.01003.x>).

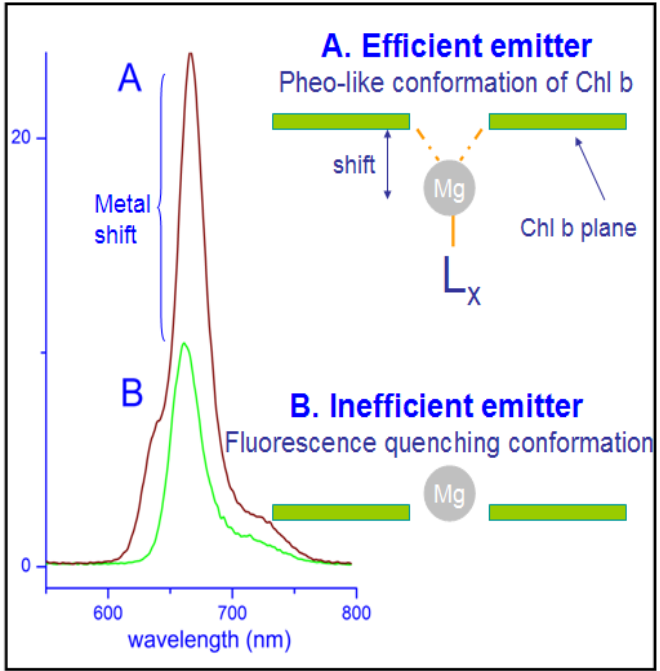
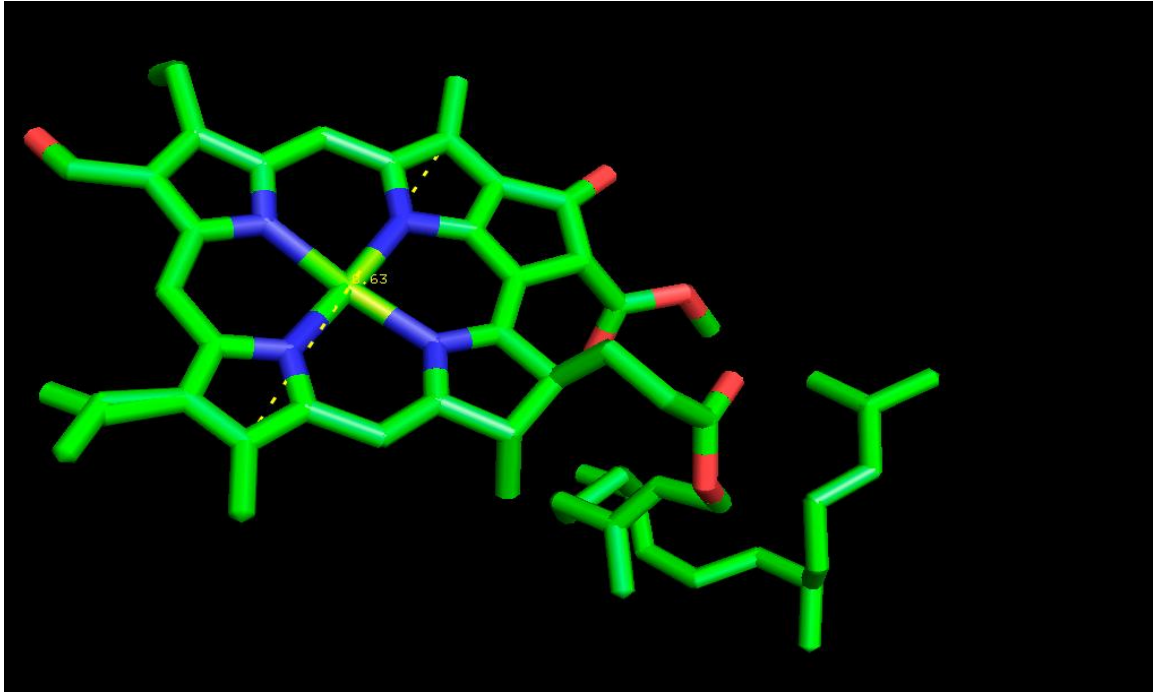
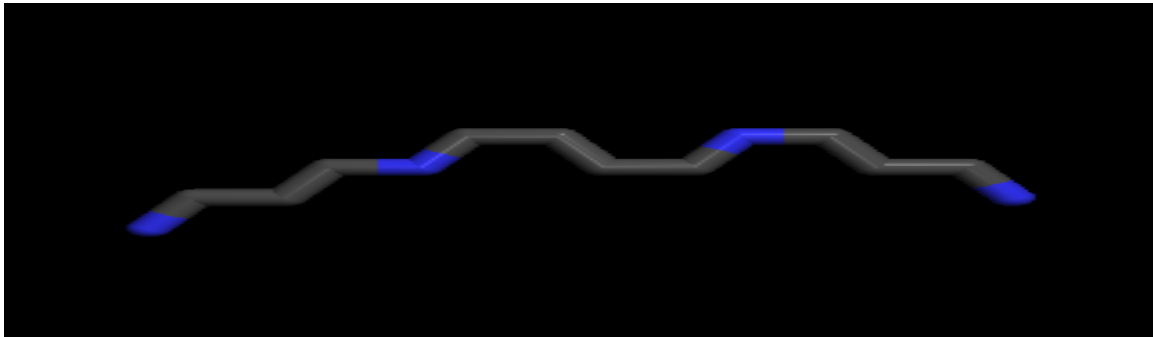
✓ Στο επίπεδο της αρχιτεκτονικής των μεμβρανών φαίνεται ότι μπορεί να οφείλεται έως και το 50% του συνολικού NPQ. Με δεδομένο ότι οι πολυαμίνες μπορούν να αυξήσουν το βαθμό στοίβαξης των θυλακοειδών (grana stacking), ένα σημαντικό μέρος του ολικού NPQ που επάγουν οι πολυαμίνες πιθανότατα έχει προέλευση τη στοίβαξη. Γενετικά τροποποιημένα φυτά με υπερέκφραση της πλαστιδιακής τρανσγλουταμινάσης (το ένζυμο που προσδένει πολυαμίνες στο LHCII), μας δίνει χλωροπλάστες αποκλειστικά μόνο με grana που αποσβένουν σχεδόν αποκλειστικά την ηλιακή ενέργεια μη φωτοχημικά! Ως εκ τούτου για να επιζήσουν τα εν λόγω φυτά χρειάζονται εξωγενή οργανική ύλη, γιατί η φωτοχημική σύνθεση ATP υπολειτουργεί.



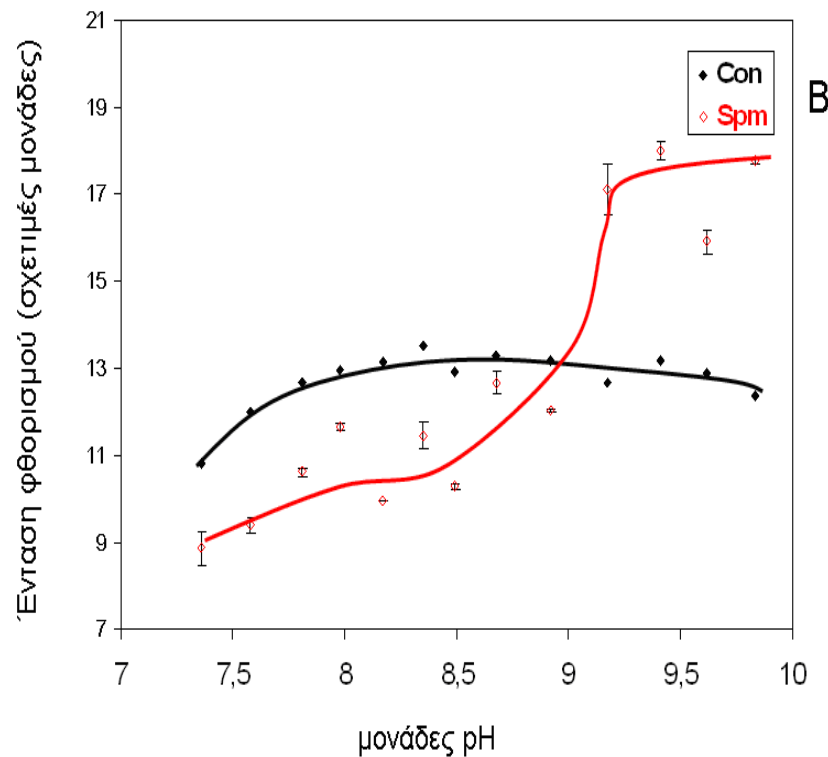
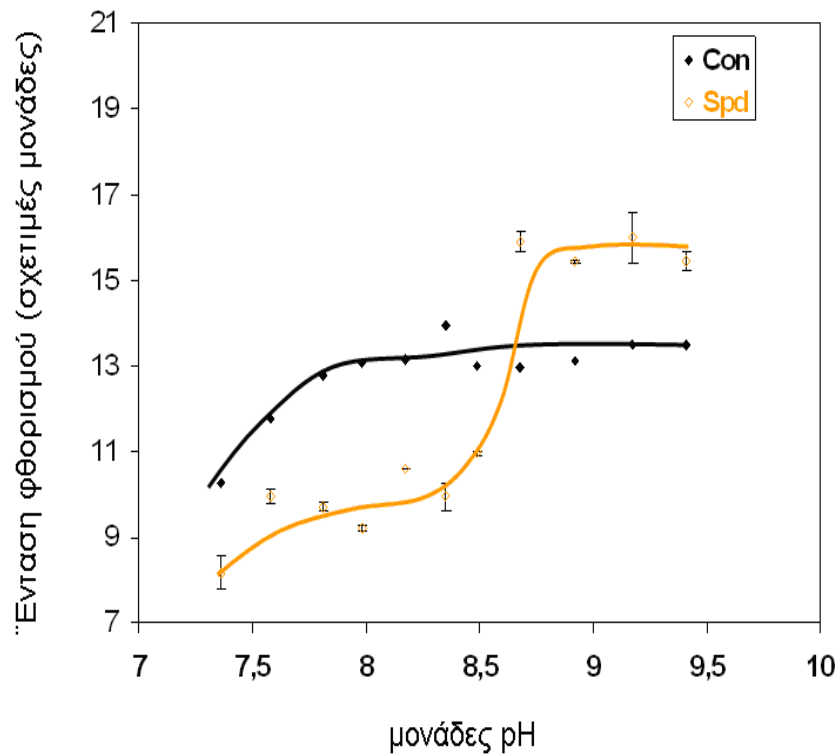
✓ Σε ένα δεύτερο επίπεδο οι πολυαμίνες είναι δυνατόν να αλλάζουν τη στερεοδιαμόρφωση και αρχιτεκτονική της φωτοσυλλεκτικής κεραίας του PSII. Σύμφωνα με *in vitro* μελέτες σε απομονωμένο LHCII η Spm μπορεί να αποσβέσει έως 40% του φθορισμού της χλωροφύλλης α λόγω του **ολιγομερισμού των πρωτεϊνών του LHCII** που στηρίζεται στα διαφορετικά φορτία των επιμέρους πρωτεϊνών που αλληλεπιδρούν με τα πολυκατιόντα των πολυαμινών, πρωτίστως με την Spm.



✓Ο 6<sup>ος</sup> δεσμός συναρμογής ανάμεσα στο Mg της τετραπυρρόλης της χλωροφύλλης και κάποια ιμινομάδα της πολυαμίνης Spd ή Spm (η Put δεν έχει ιμινομάδες) που φαίνεται να δημιουργείται ανάμεσα στις πολυαμίνες και τις χλωροφύλλες του LHCII αποτελεί έναν πιθανό **μοριακό διακόπτη ενέργειας** (NPQ) σε απομονωμένες χλωροφύλλες, ρυθμίζοντας τη διαχείριση της φωτονιακής ενέργειας. Η αλληλεπίδραση μίας εκ των πολυαμινών Spd ή Spm με μία χλωροφύλλη στο LHCII θα μπορούσε να αποτελεί τον «πυρήνα» της μη φωτοχημικής απόσβεσης in vivo.



pH-εξαρτώμενη αλληλεπίδραση των πολυαμινών Spd και Spm με χλωροφύλλες ως αποτέλεσμα των διαφορετικών pKs των ιμινομάδων της.



PAs	pK <sub>1</sub>	pK <sub>2</sub>	pK <sub>3</sub>	pK <sub>4</sub>
Put	10,5	9,04		
Spd	11,16	10,06	8,51	
Spm	10,97	10,27	9,04	8,03

